SHOUT
SHARE
IT

ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTDRITTER BAND
MIT 280 FIGUREN IM TEXT UND 17 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1912

F5075
27

1808

Inhalt des hundertdritten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 12. November 1912

Seite

Rudolf Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Mit 102 Figuren im Text 1

Max Braun, Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. Mit Tafel I und II 115

Zweites Heft

Ausgegeben den 3. Dezember 1912

Carl Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Mit 74 Figuren im Text 171

Maria Andries, Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von Microdon Meigen. Mit 23 Figuren im Text und Tafel III—V 300

Drittes Heft

Ausgegeben den 10. Dezember 1912

Richard Raßbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt. Mit 64 Figuren im Text . . 363

C. Janicki, Paramoebenstudien. (*P. pigmentifera* Grassi und *P. chaetognathi* Grassi). Mit 4 Figuren im Text und Tafel VI—IX 449

Viertes Heft

Ausgegeben den 17. Dezember 1912

Jur. Philiptschenko, Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von Isotoma cinerea Nic. Mit Tafel X—XIV 519

M. Nowikoff, Studien über das Knorpelgewebe von Wirbellosen. Mit 13 Figuren im Text und Tafel XV—XVII. 661

Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper.

Von

Rudolf Hochreuther.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 102 Figuren im Text.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen sich in die Reihe der in Marburg vorgenommenen Durcharbeitung des Organismus des Gelbrandes (*Dytiscus marginalis* L.) einfügen. Sie beziehen sich auf die Hautsinnesorgane des Käfers, jedoch schließen sie die Beschreibung der Chordotonalorgane, die von anderer Seite vorgenommen wird, aus. Ebenso wird das in der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Antennenglied ansetzende Johnstonesche Organ von jener Seite Bearbeitung finden, desgleichen im Zusammenhang mit den in den Flügeln gelegenen Chordotonalorganen alle Hautsinnesorgane der Flügel. Die folgenden Mitteilungen beziehen sich also auf die Organe des Tast-, Geruchs- und Geschmackssinnes, soweit sie nicht an den Elytren oder Alae gelegen sind.

Aufgabe der Untersuchung war es, nicht nur die Verteilung der Sinnesorgane am Körper und den Bau ihrer Chitinteile, sondern nach Möglichkeit auch die Beschaffenheit der Sinneszellen und Nervenelemente festzustellen. Über die Verteilung und den Bau der Sinnesorgane an den Kopfanhängen von *Dytiscus marginalis* gibt schon Nagel i. J. 1894 einige Mitteilungen. Die nervösen Verhältnisse sind jedoch, da er nur in einzelnen Fällen die Schnittmethode zu seinen viel allgemeineren Untersuchungen heranzog, von ihm gar nicht oder doch nur unvollständig untersucht worden.

Leider konnten auch bei der vorliegenden Bearbeitung nicht alle Hautsinnesorgane am Körper des Käfers ganz genau auf die nervösen Verhältnisse hin erforscht werden. Es hat dies seinen Grund in den großen technischen Schwierigkeiten, die sich den Untersuchungen entgegenstellten, und die nur mit viel Mühe und Geduld überwunden werden konnten, und dann auch darin, daß die Verhältnisse zum Teil recht wenig klar liegen, wofür der Grund im Objekt liegen könnte. Es ist besonders auffallend, daß gerade bei den Sinneshaaren, die man als die primitivsten Sinnesorgane anzusehen geneigt ist, die Innervierungsverhältnisse oft am unklarsten blieben, während sie bei den komplizierteren Formen mit mehr befriedigendem Erfolg zu ermitteln waren.

Anordnung des Stoffes.

I. Literatur.
II. Eigene Untersuchungen.
    A. Methodik.
    B. Bau der Hautsinnesorgane.
        1. Sinneshaare.
        2. Sinnesborsten.
        3. Sinneszapfen.
        4. Tast- und Geschmackszäpfchen.
        5. Grubenkegel.
            a. massive,
            b. hohle.
        6. Kelchförmige Organe.
        7. Kuppelförmige Organe.
    C. Verbreitung der Hautsinnesorgane am Körper.
        1. Die Hautsinnesorgane des Kopfes.
            a. des Cranium (Schädelkapsel),
            b. der Kopfanhänge,
                1. der Antennen,
                2. der Mundwerkzeuge.
            c. des Gaumens,
            d. der Nackenhaut.
        2. Die Hautsinnesorgane des Thorax.
            a. des Prothorax,
            b. des Mesothorax,
            c. des Metathorax,
            d. der thoracalen Gelenkhäute,
            e. der Beinpaare.
        3. Die Hautsinnesorgane des Abdomens.
            a. seiner äußeren Skeletteile,
            b. des Geschlechtsapparates.
    D. Zusammenfassung.

I. Literatur.

Unter Zuhilfenahme der diffizilsten Färbemethoden hat in den 80er und 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts O. vom Rath den histologischen Bau der Hautsinnesorgane der Arthropoden untersucht, und die aus seinen Resultaten gewonnene Auffassung bildete bis in die heutige Zeit die herrschende. Freilich erweiterten neuere Autoren, namentlich Freiling und Vogel, die Befunde v. Raths, indem sie außer den von jenem Autor gefundenen wesentlichen Elementen einige accessorische Zellen erkannten. Aber im Grundprinzip war doch die vom Rathsche Auffassung bis in die letzte Zeit hinein erhalten und die einzig anerkannte.

v. Rath hatte gefunden, daß der wesentliche Teil eines Hautsinnesorgans, die Sinneszelle, eine modifizierte Hypodermiszelle sei, die einen proximalen, »nervösen«, von Neurilemm begleiteten Fortsatz nach dem Centralorgan und einen distalen nach dem Sinneshaar hinschicke. Der proximale nervöse Fortsatz trete aber nicht mit einer Ganglienzelle in Verbindung, sondern ende frei im Centralorgan unter Bildung einer feinen Verzweigung. Der distale Fortsatz nach dem Haar sei dagegen niemals verzweigt.

Diesen hier nur ganz kurz skizzierten Resultaten v. Raths schlossen sich, wie gesagt, alle neueren Autoren an, ohne daß freilich eine Prüfung der v. Rathschen Angaben mit ebenso diffizilen Methoden vorgenommen worden wäre. Zum Teil wurden von ihnen interessante neue Befunde hinzugefügt in bezug auf die letzten Endigungen der reizleitenden Apparate an manchen chitinösen Sinnesanhängen und verschiedene Zellen, die die einzelnen Abschnitte der Sinneszelle und ihres distalen Fortsatzes schützend umhüllen, ganz ähnlich wie das bei den Chordotonalorganen der Fall zu sein pflegt (Schema dell'Udito, Berlese).

Schon Weinland hatte an den Hicksschen Papillen der Dipterenschwinger besonders differenzierte Endigungen der Terminalstränge gefunden. Janet erkannte ähnliche an den kuppelförmigen Organen der Ameisen. Von Freiling wurden solche nervösen Endapparate an den Sinneskuppeln der Schmetterlingsflügel ermittelt, die den stiftförmigen Körpern der Chordotonalorgane sehr ähnlich sind. Vogel untersuchte sie genauer und stellte sie auch an den Sinnesschuppen fest.

Was umhüllende Zellen angeht, so beschrieb zuerst Guenther 1901 an den Sinneskuppeln von Schmetterlingsflügeln einen den Terminalstrang umgebenden streifigen »Mantel«. Freiling und Vogel erkannten diesen als zu besonderen Zellen gehörig, die die Sinneszellen umschließen, den sogenannten »Hüllzellen«. Von FREILING wurden auch unter den »Sinnesschuppen und Sinnesstacheln« solche Hüllzellen gefunden. VOGEL gelang es endlich, an den Sinneskuppeln außer den Hüllzellen noch eine »Kuppel- oder Kappenzelle« nachzuweisen, die am weitesten distal gelegen ist und den percipierenden Endapparat umschließt.

In allerneuster Zeit entwickelte BERLESE in dem ersten Band seines Werkes: »Gli Insetti« eine gänzlich andere Auffassung vom histologischen Aufbau der Hautsinnesorgane. Obgleich seit dem Erscheinen dieses Werkes im Jahre 1909 von mehreren deutschen Autoren neue Arbeiten über Hautsinnesorgane erschienen sind, findet sich in keiner die BERLESEsche Auffassung von dem Bau dieser Organe angeführt. Auch VOGEL, dem das BERLESEsche Werk bekannt war, erwähnt in seiner im vorigen Jahre erschienenen Arbeit über die Sinnesorgane an Schmetterlingsflügeln nichts von den Abweichungen der BERLESEschen und v. RATHschen Auffassungen. Es scheint mir deshalb notwendig, hier in kurzen Zügen die Auffassung BERLESES wiederzugeben.

BERLESE nähert sich in einem Punkte den Angaben von RETZIUS, der zur Zeit v. RATHS stark verzweigte Nervenendigungen an die Sinneshaare herantreten sah, aber von diesem Autor deshalb sehr bald widerlegt wurde. BERLESE nimmt nun wieder das Vorkommen von distalen Nervenverzweigungen an. Allerdings sollen diese verzweigten Nervenendigungen nicht direkt, wie RETZIUS annahm, an die Sinnesorgane herantreten und sich in sie hineinerstrecken, sondern sie sollen an eine oder mehrere Zellen herantreten, die unterhalb der Sinnesorgane in der Hypodermis gelegen sind. Diese Zellen werden nach BERLESE von den verzweigten Nervenendigungen äußerst dicht umsponnen. Es sind diese hypodermalen Zellen die, welche den Sinneszellen v. RATHS entsprechen würden. BERLESE dagegen spricht sie zum Teil als trichogene Zellen (Cellula tricogena) und zum Teil als Drüsenzellen (Cellula ghiandolare) an. Den trichogenen Zellen komme die Ausbildung des chitinösen Sinnesanhanges zu, während die Drüsenzellen besondere percipierende Endapparate erzeugen, zuweilen aber auch noch im ausgebildeten Organ die Funktion haben sollen, ein flüssiges Secret abzusondern, das zur Ermöglichung einer Sinnesperception manchen Organen von Nöten sei. Dadurch, daß nun beide Zellarten von den an sie herantretenden Nervenendigungen, den Ausläufern einer »nervösen Zelle«, fest umschlossen werden, sei eine Übermittlung des äußeren Reizes durch diese Zellen möglich.

Während die trichogenen Zellen allen Formen von Sinnesorganen zukommen — denn sie müssen den chitinösen Sinnesanhang ausbilden —, finden sich die Drüsenzellen nur bei den höher differenzierten Organen des chemischen Sinnes, sowie des Gesichts- und Gehörsinnes. Berlese konstruiert je nach dem Fehlen oder Vorhandensein der Drüsenzellen zwei Grundschemata von Hautsinnesorganen, aus denen alle einzelnen Formen herzuleiten seien. Er bezeichnet sie als »Protestesi semplice« und »Protestesi composta«. Die Bezeichnung »Protestesi« ist anscheinend von πρώτη αἴσθησις hergeleitet und würde darum besser »Protaesthesis« geschrieben. Zu den einfachen Protaesthesis würden also folgende Teile gehören: ein Stück der Cuticula, die darunter gelegene Hypodermiszelle, die das Chitin oder den Chitinanhang bildete (trichogene Zelle), und ein herantretender Nerv, der die Basalmembran durchbricht und mit seinen feinsten Endverzweigungen die trichogene Zelle eng umspinnt. Zu den zusammengesetzten Protaesthesis würde, abgesehen von diesen Teilen, noch mindestens eine Drüsenzelle gehören, die zuweilen ein für die Perception des Reizes wichtiges Secret ausscheidet und von den verzweigten Nervenausläufern umsponnen wird, so daß sie gleichzeitig zur Reizübertragung dienen könnte.

Von dem einfacheren Schema leitet Berlese die Organe des Tastsinnes her, dagegen von dem komplizierteren die Organe des Geruchs-, Geschmacks-, Gehör- und Gesichtssinnes. Die Grundformen der Organe jedes einzelnen Sinnes bezeichnet er als »Sensillen«, und er gibt entsprechend der geläufigen Bezeichnung »Ommatidium« für das Grundelement der Facettenaugen auch den einzelnen Sensillen der anderen Sinne besondere Namen. So nennt er das Sensillum des Gehörs: Otarium, das des Geruchs und Geschmacks: Rinarium und das des Tastsinnes: Affidium.

Berlese begründet seine Auffassung von dem Bau der Sensillen, indem er es aus theoretischen Gründen für ausgeschlossen hält, daß eine Hypodermiszelle nachträglich zu einer Sinneszelle werden könne, wie dies v. Rath annahm. Er sagt hierzu, wörtlich übersetzt: »Die Autoren, die gehofft haben, die Hypodermiszelle sich selbst zu einer nervösen Zelle modifizieren zu sehen, warten vergebens, daß dies jemals bewiesen werde, weil von der ersten embryonalen Differenzierung des Ectoderms in neuroblastische Zellen es niemals mehr vorkommt, daß sich eine Hypodermiszelle in eine Nervenzelle verwandelt. Die nervösen Elemente kommen also immer, rascher oder langsamer, aus dem Centralsystem hervor und schieben sich zwischen die Hypodermiszellen.« Hierdurch sucht Berlese die Auffassung v. Raths zu widerlegen, daß eine Sinneszelle ursprünglich eine gewöhnliche Hypodermiszelle sei, »die durch Wachstum ihres proximalen Fortsatzes bis ins Centralorgan hinein zu einer Sinneszelle wird.«

Als Beweisgrund gegen v. Rath führt er auch die Tatsache an, daß der Fortsatz der Sinneszelle zum Centralorgan von Neurilemm umkleidet ist. Er betont, dies sei nur möglich, wenn der Fortsatz selbst nervöser Natur sei, denn das Neurilemm bekleide niemals Elemente von anderem als nervösem Charakter. In den Neurilemmkernen, die die Sinneszellengruppe v. Raths begleiten, sieht er die Kerne, welche den feinsten Endverzweigungen der diese Zellengruppe umspinnenden Nerven angehören.

Als wichtigstes Argument für seine Ansicht führt aber Berlese die Histogenese der Sinnesorgane ins Feld, die er an *Polistes* und *Vespa* studiert hat. Er fand hierbei, daß die Nerven tatsächlich vom Centralorgan aus sich fortsetzen und an die Hypodermiszellen, die ein Sinnesorgan bilden sollen, herantreten und diese umschlingen. Die weiteren Befunde faßt er mit folgenden Worten kurz zusammen: »Die Tatsache ist wunderbar, daß die Hypodermiszellen sich differenzieren und spezialisieren, wenn sie mit den spezifischen Nervenelementen in Berührung treten, und daher sind es diese, welche, ausgestattet mit einer, ich möchte sagen, informativen Kraft, die Modifikation der Hypodermiszellen bestimmen, die, ursprünglich alle gleich, so die Modifikationen eines bestimmten Sensillums annehmen. Es sind die Nerven und die zwischen die Hypodermis eingeführten nervösen Zellen, welche die Bedeutung haben, das bestimmte Sensillum zu bilden je nach seinem Zweck und seiner speziellen Bestimmung.«

Es konnte nicht Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen sein, diese strittige Frage zu entscheiden. Denn dazu wären entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Entstehung der Hautsinnesorgane nötig gewesen, die nicht in den Rahmen dieser Arbeit gepaßt hätten, welche rein beschreibend Form und Bau der Hautsinnesorgane des ausgebildeten Käfers untersuchen soll. Es muß also eine Entscheidung von künftigen, lediglich auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen erhofft werden.

Einen anderen Streitpunkt von Anbeginn der Untersuchungen über Hautsinnesorgane der Arthropoden bildet die Frage, ob die chitinösen Sinnesanhänge der Arthropoden durchbohrt sein könnten, oder ob dies nicht möglich sei. Die älteren Autoren, z. B. Leydig, Hauser, v. Rath und Ruland nahmen an den Organen des chemischen Sinnes, also des Geruchs- und Geschmackssinnes, Öffnungen wahr. Leydig fand 1878 an den Riechzapfen der kleineren inneren Antennen von

Amphipoden und Isopoden Durchbohrungen. v. Rath stellte 1886 an der Unterlippe und den Antennen mehrerer Chilognathen deutlich durchbohrte Sinneskegel fest. Bei den Kegeln der Antennen bestätigt er das von Leydig beschriebene Vorkommen von »Endknöpfchen«, die aus der Durchbohrung hervorragen. Ruland beschrieb 1888 bei den verschiedenen Insektenklassen (auch bei Käfern und besonders bei *Dytiscus*) Sinneskegel, die an der Spitze Öffnungen trugen, und er kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Resultat, daß alle dem chemischen Sinn dienenden Organe geöffnet sein müßten.

Neuere Autoren, vor allem Nagel und auch ganz neuerdings Berlese, wiesen darauf hin, daß das Vorhandensein von Öffnungen in den Chitinanhängen theoretisch sehr unwahrscheinlich sei, und sie fanden bei ihren Untersuchungen auch stets eine verschließende Chitinmembran. Freilich konnte diese bei manchen Organen des chemischen Sinnes äußerst fein werden, so daß sie einer Diffusion von Gasen und Flüssigkeiten kaum hindernd im Wege stand.

Demgegenüber neigen andere neue Autoren wieder zu der Ansicht, daß manche Sinnesorgane doch an der Spitze geöffnet sein möchten. In seinem 1896 erschienenen Buche über die europäische Höhlenfauna beschreibt O. Hamann bei mehreren Diplopoden und Chilopoden an der Spitze der Antennen, bzw. hinter den Fühlern nach außen geöffnete Sinnesorgane. Auch bei *Gammarus* fand er in Übereinstimmung mit Leydig die Endknöpfchen der Riechzäpfchen durchbohrt; v. Rath hatte an diesem Objekt nicht sicher entscheiden können, ob eine Durchbohrung vorhanden sei oder nicht; Nagel hatte keine Durchbohrung daran gefunden. Ferner beschrieb O. Schröder im Jahre 1908 an den Skorpionskämmen ein Sinnesorgan, das eine Verbindung des inneren Porenkanals mit der Außenwelt aufweist. Dann gab zu Anfang vorigen Jahres Schön Mitteilung von ebenständigen Sinneskegeln von *Formica*, die ihm an der Spitze einen Porus zu haben schienen. Dieser Porus stehe mit dem Terminalstrang der Sinneszelle direkt in Verbindung.

Die vorliegenden Untersuchungen hatten, was diese Frage angeht, ein ganz entsprechendes Ergebnis. Es scheint nach ihnen mit großer Wahrscheinlichkeit festgestellt zu sein, daß bei manchen Organen eine Durchbohrung des Chitins vorhanden ist. Es tritt aber in diesen Fällen am Ende des Terminalstranges eine eigentümliche Umwandlung seiner Substanz zutage, die vielleicht chitinöser Natur ist. Da der Terminalstrang, wie wir sehen werden, die Durchbohrung des Chitinanhanges mit seinem modifizierten Ende stets erfüllt, so wäre der vorhandene Porus doch stets von einer festeren Substanz eingenommen. Es wird sich aber empfehlen, auf die näheren Verhältnisse bei den einzelnen Organen, die sie uns bieten, einzugehen, und dort auch ältere Autoren zu hören, die zum Teil schon eine ganz ähnliche Auffassung vom Bau der Organe des chemischen Sinnes hatten, wie wir sie nach der später folgenden Beschreibung gewinnen müssen.

II. Eigene Untersuchungen.

A. Methodik.

Es war, wie schon gesagt, eine der Hauptschwierigkeiten der vorliegenden Untersuchungen, geeignetes Material und geeignete Methoden zu finden, um das überaus harte chitinöse Exoskelet des Käfers zum Schneiden mittels des Mikrotoms geeignet zu erhalten. Denn abgesehen davon, daß ein Studium der Innervierung der Sinnesorgane nur auf Schnitten möglich ist, waren diese auch vielfach deshalb notwendig, um überhaupt den Bau der komplizierten kleineren Organe ermitteln zu können. Es war also erforderlich, Schnitte von 5 bis höchstens 10 μ Dicke herzustellen.

Als Ausgangsmaterial wurden deshalb meistens eben geschlüpfte Käfer benutzt, deren Chitin noch nicht erhärtet war. Sie wurden nach Betäubung mittels Chloroform in kleinere Teilstücke zerschnitten, was namentlich auch für die einzelnen Antennen und Mundwerkzeuge nötig war, und in heißem Sublimateisessig konserviert. Nach dem Erkalten der Konservierungsflüssigkeit wurden die Teile gut gewässert und durch 40%igen Alkohol in 60%ig alkoholische Jodlösung gebracht. Hierin blieben sie mehrere (6—10) Stunden, zuweilen über Nacht. Dann wurden sie möglichst schnell durch konzentriertere Alkohole in ein Gemisch von absolutem Alkohol und Chloroform gebracht, das nach einiger Zeit durch reines Chloroform ersetzt wurde. Chloroform erwies sich bedeutend günstiger als das zu sehr härtende Xylol. Nachdem die Stücke in etwa $^1/_2$ Stunde gut von Chloroform durchsetzt waren, wurden sie in Paraffin vom Schmelzpunkt 62° gebracht und nach einmaligem Auswechseln des Paraffins nach $^1/_4$ bis 1 Stunde, je nach Größe des Teilstückes, aus dem Ofen genommen. Zu langer Aufenthalt im Thermostaten erwies sich im allgemeinen ebenso nachteilig wie Behandlung mit Xylol oder zu langes Verweilen in hochprozentigen Alkoholen.

Die Schnitte wurden mit DELAFIELDschem Hämatoxylin oder nach der HEIDENHAINschen oder v. GIESONschen Methode gefärbt. Auch Methylenblaufärbung wurde an Totalobjekten wie an Schnitten versucht, jedoch mit recht geringem Erfolg. Bessere Resultate lieferte, vor allem in drüsenreichen Partien, die Safraninfärbung.

Die von jungen Käfern gewonnenen Schnitte gaben nicht in allen Fällen die zu wünschende Sicherheit zum Erkennen und Unterscheiden verschiedener Zellelemente. Das hypodermale Gewebe machte oft einen noch sehr embryonalen Eindruck, und es war dann nicht möglich, Hypodermiszellen, Sinneszellen und Drüsenzellen voneinander zu unterscheiden. Es war deshalb notwendig, Vergleichspräparate von alten Käfern herzustellen, bei denen die verschiedenen Zellelemente deutlich differenziert erscheinen. Dazu war es nötig, das harte Chitin zu erweichen. Es wurden Versuche mit der von HENNINGS angegebenen HENNINGSschen Lösung angestellt. Sie zeitigten indes oft keine besonders befriedigenden Resultate. Wohl zeigte sich das Chitin zum Schneiden geeigneter; aber die Konservierung ließ oft recht viel zu wünschen übrig. Deshalb wurde auch bei alten Käfern die Konservierung mit heißem Sublimateisessig vorgezogen. Nach ganz entsprechender Weiterbehandlung der Teile wie bei jungem Material ließen sich mit einiger Übung und Geduld bessere Schnitte von 10 μ Dicke erzielen. Freilich mußte man sehr oft die traurige Erfahrung machen, daß infolge des großen Härteunterschiedes zwischen Chitin und Hypodermis diese sich beim Schneiden ablöste. Aber zuweilen gelang es doch, einen brauchbaren Schnitt zu erhalten. In allen Fällen ist es nicht gelungen, und deshalb konnte eine Entscheidung aller Fragen bei allen Formen von Sinnesorganen nicht ermittelt werden.

Die Übersichtsbilder, die die Verteilung der Sinnesorgane an einzelnen Körperregionen zeigen sollen, wurden nach Totalpräparaten von jungen und alten Käfern in Glyzerin oder Kanadabalsam entworfen. Es ist bei Untersuchung der Verteilung der Organe an den stark pigmentierten Körperteilen alter Käfer eine kurze Behandlung der Objekte mit Chlorwasser oder freiem Chlor von Nutzen gewesen, besonders wenn nach Mazeration durch Kochen in Kalilauge, die zuweilen vorgenommen wurde, das Pigment schwarz geworden war.

Alle Zeichnungen wurden mit Hilfe des LEITZschen Zeichenapparates angefertigt. In bezug auf die Übersichtsbilder der Mundteile ist zu bemerken, daß die Sinnesorgane zu groß eingetragen sind im Verhältnis zu den Dimensionen der entsprechenden Körperteile. Es ist dies geschehen, damit einmal die Organe in ihrer Form zu erkennen sind, und dann damit der Rahmen, den die Gesamtfigur einnehmen darf, nicht überschritten wurde. In den Sinnesfeldern jener Körperteile ist infolgedessen die Zahl der eingetragenen Sinnesorgane zu gering.

Bezüglich der abgekürzten Bezeichnungen in den einzelnen Figuren ist noch zu bemerken, daß ihre Erklärung, soweit sie nicht unter den einzelnen Bildern selbst gegeben wurde, aus dem Verzeichnis der Abkürzungen auf S. 113f. zu ersehen ist.

B. Bau der Hautsinnesorgane.

1. Die Sinneshaare.

(*Sensilla trichodea*, Schenk.)

Alle Autoren stimmen darin überein, die Sinneshaare als die einfachsten und primitivsten aller Hautsinnesorgane anzusprechen. Denn aus ihnen lassen sich durch allmählich fortschreitende Differenzierung alle anderen Formen von Sinnesorganen herleiten. Berlese führt sie als die einfachsten Organe auch auf die einfachen Protaesthesis zurück, jene Vorstufe von Sinnesorganen, denen der Drüsenteil fehlen soll.

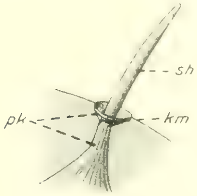


Fig. 1.

Kleines Sinneshaar vom Grundglied der Antenne (Totalpräparat). 330 : 1. *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal; *sh*, Sinneshaar.

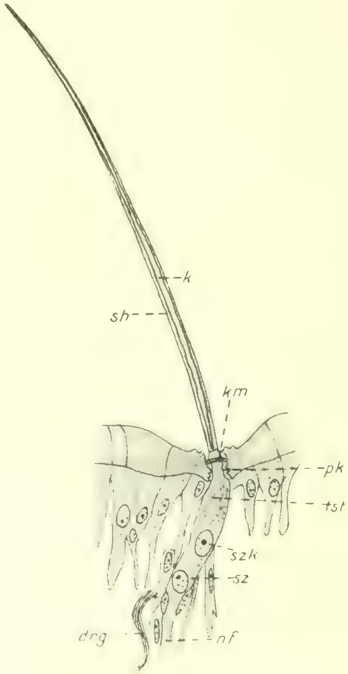


Fig. 2.

Längsschnitt durch Sinneshaar am Pronotum. 330 : 1. *k*, centraler Haarkanal; *sz*, Sinneszelle; *tst*, Terminalstrang. Erklärung der übrigen Abkürzungen s. S. 113.

Der percipierende Teil dieser Organe besteht, wie der Name sagt, aus einem Haar (vgl. z. B. Fig. 2 *sh*). Man muß jedoch gestehen, daß es nicht leicht ist, die Gruppe der dazu zu rechnenden Organe scharf zu begrenzen. Es finden sich zahlreiche Übergänge zu der nächstverwandten Form, den Sinnesborsten (vgl. Fig. 13 *sb*). In der Literatur herrscht darum auch eine ziemlich große Verwirrung in der Anwendung der einen oder anderen Bezeichnung. Schenk versuchte 1902 eine scharfe

Definition für Sinneshaare und Sinnesborsten einzuführen. Er nennt Haare »etwas gebogene, dunkel pigmentierte« Organe, die wegen ihrer größeren Länge nicht so spitz ausgezogen erscheinen wie die spitz zulaufenden Borsten. Röhler spricht dagegen 1905 gerade die pigmentierten gebogenen Organe von *Tryxalis* als Sinnesborsten an. Daraus erhellt, daß bisher noch keine Einigung erzielt ist, und weiter auch, daß eine scharfe Scheidung sehr schwierig, wenn überhaupt durchführbar, ist. Immerhin dürfte die von Schenk eingeführte Trennung nach der größeren oder geringeren Länge (und der dadurch bedingten größeren oder geringeren Biegungsfähigkeit) und nach dem Auslaufen in eine mehr abgerundete oder schärfere Spitze am meisten zusagen, und ich will deshalb nach Möglichkeit bei der Beschreibung jener beiden Organformen diese Trennungsweise zugrunde legen.

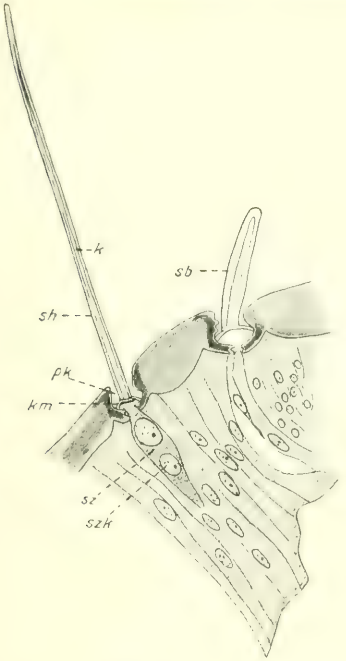


Fig. 3.
Längsschnitt durch Sinneshaar und Sinnesborste des Mesosternum. 265 : 1.

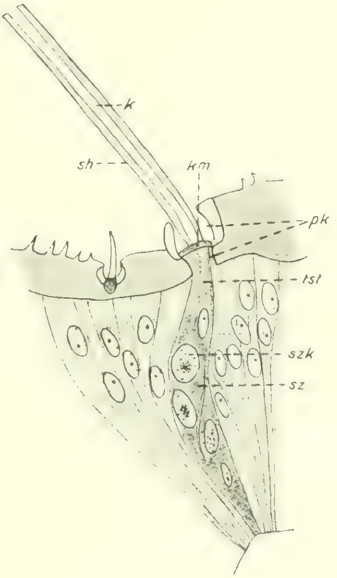


Fig. 4.
Längsschnitt durch Sinneshaar am Metanotum. 470 : 1. (Das Haar müßte bei der angewandten Vergrößerung 12 cm lang gezeichnet werden.)

k, Kanal; *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal; *sb*, Sinnesborste; *sh*, Sinneshaar; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

Die Sinneshaare von *Dytiscus* zeigen eine große Mannigfaltigkeit in Größe und Form. Die größten Haarformen konnten aus praktischen

Gründen nicht in ihrer ganzen Länge in den Abbildungen wiedergegeben werden. Der Hinweis aber, daß das bei gleicher Vergrößerung wie Fig. 8 in Fig. 4 abgeschnitten dargestellte Haar bei der angewandten Vergrößerung 12 cm lang hätte gezeichnet werden müssen, wird genügen, um die bedeutenden Größendifferenzen zu zeigen. Außerordentlich verschieden sind die Haare aber auch in ihrer Form. Die Fig. 2 und 3 zeigen Sinneshaare, *sh*, des Pronotum bzw. des Mesosternum. Man erkennt die sehr schlanke Form, die es bedingt, daß sie an ihrem Ende sich stark verjüngend zulaufen. Immerhin kann man an der Spitze doch noch eine deutliche Rundung erkennen, und dies veranlaßt zusammen mit der großen Biegungsfähigkeit der Organe, sie den Haaren zuzurechnen. Die größte Stärke erreicht das in Fig. 2 dargestellte Haar nicht etwa an seinem Grunde, wo es dem Körperchitin eingelenkt ist, sondern erst am Ende des ersten Sechstels seiner gesamten Länge. Eine ebensolche Verjüngung tritt uns auch an den Haaren anderer Körperteile entgegen, so z. B. an den in Fig. 4 und 10 *sh*, und Fig. 5 *h*, abgebildeten Haaren des Metanotum bzw. der Unterlippe und der Rückendecke des Abdomens. Auch dieses letzte Haar konnte wegen seiner großen Länge (vgl. dazu Fig. 99 *h*) nicht in seinem ganzen Verlauf gezeichnet werden. Dennoch erkennt man an dem kurzen Ansatzstück ebenso wie an dem des Haares in Fig. 4 die Verjüngung schon sehr deutlich. Andere Haare zeigen diese Verjüngung keineswegs, sondern sitzen mit dem stärksten Teil dem die Verbindung mit dem Körperchitin herstellenden Apparat auf (vgl. Fig. 3, 6 u. 7 *sh*). Sehr gleichmäßige Stärke in ihrem ganzen Verlauf zeigen die Sinneshaare aus dem Feld von der Basis der dorsalen Seite der Mandibeln (s. Fig. 8 u. 76 *sh*).

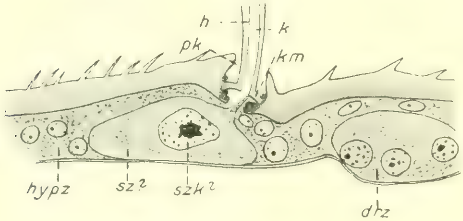


Fig. 5.

Längsschnitt durch Haar am Rücken des Abdomens. 590:1. *drz*, Drüsenzelle; *sz*?, Sinneszelle?; *szk*?, Sinneszellkern?. Weitere Abk. s. S. 113.

Die meisten Sinneshaare zeigen in ihrer Mitte einen Kanal (Fig. 2 bis 8 u. 10 *k*). Zuweilen, aber nur selten, erscheint er von einer körnigen Masse erfüllt (Fig. 7).

Was die Einlenkung der Haare angeht, so ist zunächst zu sagen, daß sie nicht an der Körperoberfläche geschieht, sondern in einer meist flachen, schüsselartigen Grube, die sich an den Stellen, wo Haare stehen, im Körperchitin befindet, wie dies Fig. 1 von einem Sinneshaar der Antenne zeigt. Diese Grube bildet den distalen Teil des Porenkanals, der das Körperchitin durchsetzt. Ihr Boden ist von einer flacheren oder höheren membranösen Kuppel aus weicherem Chitin gebildet (Fig. 2—10 *km*), der das Haar ansitzt. Die weichere Beschaffenheit der Membran verbürgt eine gewisse Bewegungsfähigkeit des Haares gegenüber dem Körper und ist darum als Schutz gegen Verletzungen durch Abbrechen von Bedeutung. Sehr flach erscheinen die Kuppeln (*km*) an den in Fig. 2, 4, 5 und 7 dargestellten Haaren; stärker gewölbt

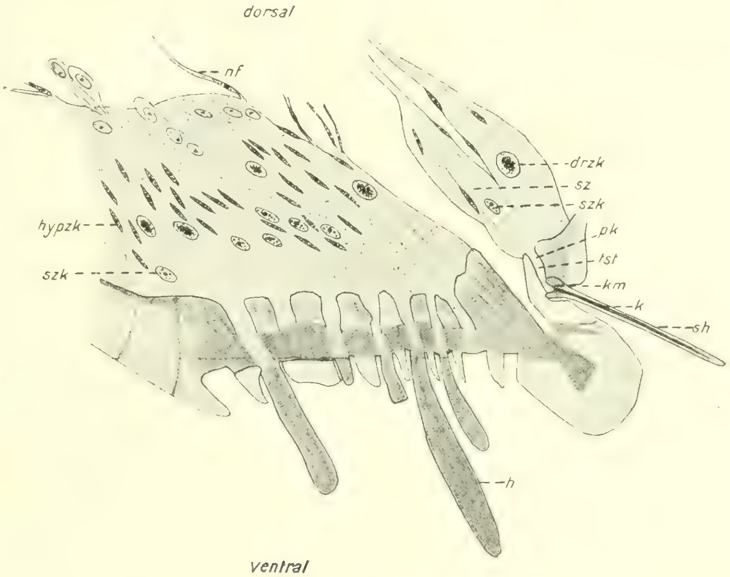


Fig. 6.

Sagittalschnitt durch die mittlere Partie der Oberlippe. 265 : 1. *h*, Verschlußhaar; *sh*, Sinneshaar. Weitere Abk. s. S. 113.

dagegen an den Haaren der Fig. 3, 6, 8, 9 und 10. Der Ansatz der Haare an der Kuppel geschieht entweder dadurch, daß das Haar der Kuppel einfach an der höchsten Stelle aufsitzt (Fig. 1—8), oder indem es mit seinem proximalen Ende die Kuppel durchbricht, und diese es oberhalb seines Endes fest umfaßt (Fig. 10 *sh*).

In diesem letzten Fall sieht man besonders deutlich das Lumen des Haarkanals in das des proximalen Porenkanals übergehen. Sonst ist das nicht immer der Fall, denn die kuppelförmige Membran zeigt nicht immer eine Durchbrechung. In Fig. 5 und 6 ist eine Durchbohrung deutlich erkennbar. In den übrigen Abbildungen mag sie zum Teil nicht getroffen sein, zum Teil aber auch überhaupt fehlen, wie ich das besonders von dem in Fig. 8 dargestellten Haar glauben möchte. Wie dem auch sei, soviel läßt sich sagen, daß die Durchbohrung für die Sinnesfunktion des Haares von keiner Bedeutung ist. Das werden wir später deutlich erkennen, wenn wir die nervösen Verhältnisse der Sinneshaare betrachten.

Zunächst müssen wir aber noch einen Blick auf den Porenkanal werfen, der ganz allgemein das Körperchitin an den von Sinnesorganen bestandenen Stellen durchsetzt, einerlei welcher Art das Organ sein mag. Seinen distalen Teil lernten wir schon als die mehr oder weniger tiefe Einsenkung kennen, deren kuppelförmiger Boden das Sinneshaar befestigt. Diese Einsenkung kann cylindrische Form besitzen, die sich allerdings in verschiedener Weise zu modifizieren vermag, indem sie sich nach außen becher- oder schüsselförmig erweitert (Fig. 1, 2, 3, 6, 10 *pk*), oder indem sie sich im Gegenteil nach außen verengt und dadurch den Ursprung des Haares besonders eng umschließt (Fig. 4, 5, 7 u. 8 *pk*). Die kuppelförmige Membran trennt diesen Teil von dem proximalen. Ihr Ansatz an der Wand des Porenkanals wird dadurch ermöglicht, daß der proximale Teil des Kanals etwas enger ist als der distale. Dem dadurch zustande kommenden ringförmigen Absatz sitzt die Kuppel auf (siehe Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8 *pk*). Wenn kein genügend großer Unterschied in dem Durchmesser der beiden Teile des Porenkanals besteht, wird der Ansatz der Kuppel dadurch bewirkt, daß sich im proximalen Teil ein besonderer Vorsprung an der Wand bildet (vgl. Fig. 10 *pk* rechts). Kleinere ringförmige Vorsprünge, die in den Schnitten zahnartig erscheinen, finden sich übrigens öfters. Sie bestehen, wie die Chitinschicht, welche die Wand des Porenkanals an weichen Körperstellen stets auskleidet, aus hartem, festem Chitin und sind darum gerade an solchen Stellen, die von weicherem Chitin bedeckt sind, z. B. der Rückendecke des Abdomens (Fig. 5), besonders deutlich zu sehen. Sonst hat auch der proximale Teil des Porenkanals, von der Grundform eines Cylinders ausgehend, ähnliche Differenzierungen erlitten wie der distale. Zu-

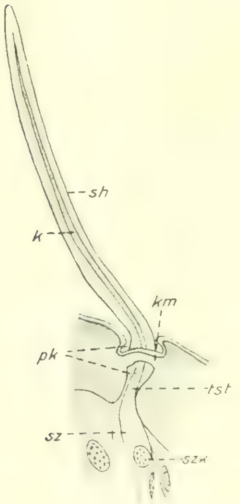


Fig. 7.

Längsschnitt durch Sinneshaar am Lobus internus. 265 : 1. *k*, Kanal; *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal; *sh*, Sinneshaar; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

weilen erweitert er sich nach dem Innern des Körpers mehr oder weniger stark (Fig. 1, 2 u. 6 *pk*), zuweilen verengt er sich in diesem Verlauf (Fig. 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10 *pk*).

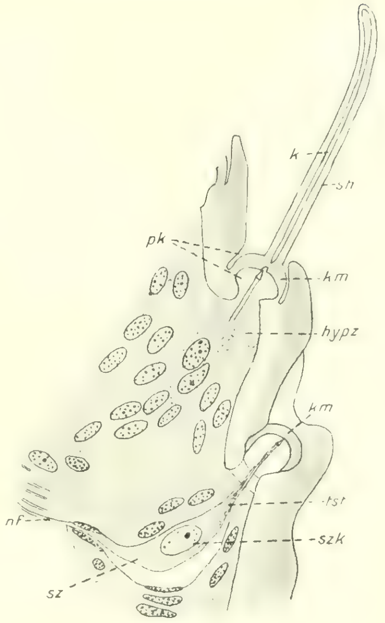


Fig. 8.

Längsschnitt durch Sinneshaare an der Basis der Mandibel. 470 : 1. *hypz*, Hypodermiszelle; *k*, Kanal; *km*, kuppelförmige Membran; *nf*, Nervenfaser; *pk*, Porenkanal; *sh*, Sinneshaar; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

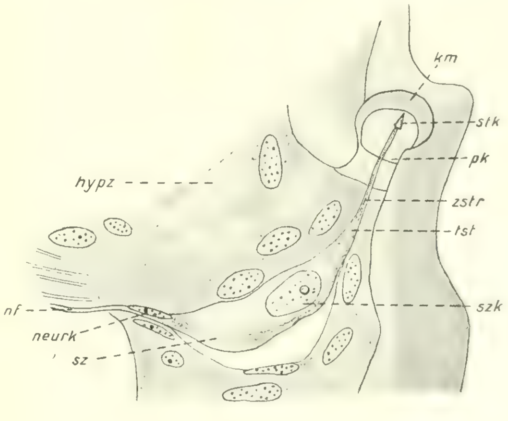


Fig. 9.

Längsschnitt durch Sinneszelle und stiftförmigen Körper unter dem in Fig. 8 schlecht getroffenen Sinneshaar der Mandibel. 690 : 1. *stk*, stiftförmiger Körper; *sz*, Sinneszelle; *zstr*, Centralstrang. Weitere Erkl. d. Abk. s. S. 113.

Von den nervösen Verhältnissen an den Sinneshaaren wurde schon in der Einleitung bemerkt, daß sie oft nicht sehr deutlich erscheinen. Immerhin gelang es in einzelnen Fällen, günstige Resultate zu erzielen. An das Haar, bzw. an die kuppelförmige Membran schließt sich in den einfachsten Fällen der wenig umgestaltete Fortsatz (*tst*) meist zweier Zellen an, wie dies in den Fig. 2, 3 u. 4 *sz* zu erkennen ist. Diese Zellen sind die Sinneszellen. Ihr Plasma erscheint gegenüber dem der sie umgebenden Hypodermiszellen in den Präparaten meist dunkler gefärbt; ihre Kerne (*szk*) sind etwas größer und heller als die der Hypodermis und lassen in Fig. 2 und 3 je einen deutlichen Nucleolus erkennen. Die Sinneszellenkerne in Fig. 4 zeigen anstatt des Nucleolus eine Anhäufung von Chromatin etwa in ihrer Mitte. Proximalwärts schließt sich an die Sinneszellen, wie man in Fig. 2 deutlich erkennen kann, eine feine Nervenfaser (*nf*).

Nicht immer finden sich aber zwei Sinneszellen. Die Fig. 6 und 7 zeigen unter den Sinneshaaren (*sh*) der Oberlippe bzw. des Lobus internus je eine (*sz*) mit dem Sinneszellenkern (*szk*). Hier ist der Fortsatz nach dem Haar schon deutlicher modifiziert als an den erst besprochenen Haaren; er tritt als schmaler Terminalstrang (*tst*) an die kuppelförmige Membran (*km*).

Die differenzierteste Art der Innervierung findet sich aber an den Haaren der Dorsalseite der Mandibeln (vgl. Fig. 76 *sh*) und der Unterlippe (vgl. Fig. 45 *sh*). In Fig. 8 erkennt man die Verhältnisse, wie sie an den Mandibeln auftreten, an der unteren Kuppel (*km*), deren aufsitzendes Haar im Schnitt nicht getroffen ist. Fig. 9 zeigt dieselbe Stelle nochmals bei stärkerer Vergrößerung. Unter diesen Haaren findet sich eine typische Sinneszelle (Fig. 8 u. 9 *sz*) von etwas gebogener, aber sonst spindelförmiger Gestalt. Das Plasma zeigt im Vergleich mit dem der Hypodermiszellen (*hypz*) eine hellere Färbung. Ebenso hell erscheint der typisch bläschenförmige Sinneszellenkern (Fig. 8 u. 9 *szk*). Er enthält, wie das für viele Sinneszellenkerne von den Autoren als charakteristisch geschildert wird, nur wenige feine Chromatinkörnchen, aber einen deutlichen Nucleolus (Fig. 9). Proximalwärts setzt sich die Sinneszelle in eine feine Nervenfaser (Fig. 8 u. 9 *nf*) fort, deren Neurilemm die Zelle selbst ganz umhüllt und an den Kernen (Fig. 9 *neurk*) erkenntlich ist. Distal läuft die Sinneszelle in einen hoch differenzierten Terminalstrang (Fig. 8 u. 9 *tst*) aus, der mit einem besonderen pfeilförmig zugespitzten Stiftkörperchen (Fig. 9 *stk*) nahe bei der höchsten Stelle der kuppelförmigen Membran in einer kleinen Höhlung derselben ansetzt (Fig. 8, oberes Haar). Der Terminalstrang läßt in sich nochmals einen deutlichen Centralstrang erkennen (Fig. 9 *zstr*), der vielleicht dem letzten sensiblen Ausläufer der Sinneszelle entspricht, während seine Hülle vielleicht vom Neurilemm gebildet wird. Wir werden auf ähnliche Verhältnisse

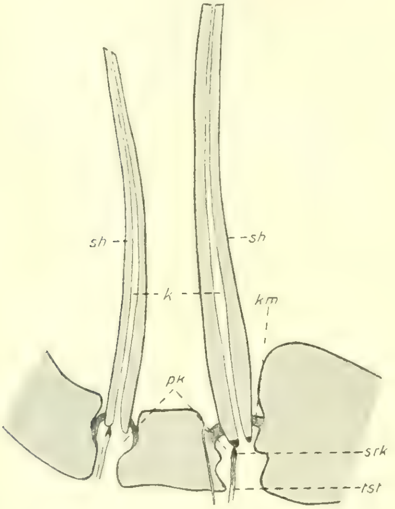


Fig. 10.

Längsschnitt durch zwei Sinneshaare mit stiftförmigen Körpern (*stk*) von der Unterlippe. 610 : 1. *k*, Kanal; *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal; *sh*, Sinneshaar; *tst*, Terminalstrang.

nochmals bei den »kuppelförmigen Organen« zu sprechen kommen, bei denen dieselbe Vermutung von manchen Autoren geäußert wurde.

An den Sinneshaaren der Unterlippe konnte ich mich von dem Vorhandensein ähnlicher Endstiftchen an den Terminalsträngen überzeugen (vgl. Fig. 10 *tst* u. *stk*). Auch ein Centralstrang war stellenweise zu verfolgen. Der darunter gelegene Kern (s. Fig. 45 *szk* unter dem Sinneshaar *sh*) zeigte allerdings nicht so typisches Aussehen wie der in den Fig. 8 und 9 sichtbare, sondern glich mehr dem in Fig. 4 *szk* dargestellten. Immerhin scheint er der Sinneszelle (Fig. 45 *sz*) anzugehören.

Schließlich muß noch einer häufig vorkommenden Verbindung zwischen Zelle und Haar Erwähnung getan werden, die sich an den langen Haaren der Rückendecke des Abdomens (vgl. Fig. 99 *h*) findet. Die Verhältnisse sind dort recht schwierig zu untersuchen, weil am Rücken des Abdomens vom alten Käfer die Hypodermis fast ganz durch eine Schicht von Drüsenzellen verdrängt ist. Auch an ganz jungen, eben geschlüpften Käfern finden sich, besonders nach dem Hinterende des Körpers zu, schon massenhaft Drüsenzellen in der sonst hier noch besser erkennbaren Hypodermis. Fig. 5 stellt einen Schnitt durch ein Haar des vorderen Teiles der Rückendecke dar. Auch hier erkennt man zwischen den Hypodermiszellen (*hypz*) schon Drüsenzellen, die meist zu dreien oder vieren nebeneinander liegen (*drz*). Unter dem Haaransatz liegt nun eine sehr umfangreiche Zelle (*sz?*) von hellem Protoplasma und ebensolchem Kern (*szk?*). Dieser zeigt in seiner Mitte eine starke Anhäufung von Chromatin, noch viel stärker, als sie uns bei irgendeiner anderen Haarform noch entgegengetreten war. Die Zelle sendet einen deutlichen, feinen Fortsatz nach dem Haar. Ein Übergang in einen Nerven war aber nie zu sehen, wenn auch das proximale Ende der Zelle zuweilen ziemlich lang ausgezogen war. Es muß also dahingestellt bleiben, ob es sich in diesem Fall um eine Sinneszelle und ein Sinneshaar oder vielleicht um eine Drüsenzelle und ein Drüsenhaar handelt.

Wenn man sich der Auffassung Berleses anschließen würde, müsste man die als Sinneszellen angesprochenen Zellen für trichogene Zellen halten, denn nach diesem Forscher sind die Sinneshaare, wie schon erwähnt wurde, auf die einfachen Protaesthesis zurückzuführen. Der distale Fortsatz der trichogenen Zelle entspräche dem Terminalstrang. Der proximale nervöse Fortsatz in v. Rathschen Sinne wäre dagegen als ein vom Centralorgan herantretender Nerv aufzufassen, der mit seinen feinsten Verzweigungen die trichogene Zelle umspänne. Was diesen letzten Punkt angeht, so sprechen die bei den vorliegenden

Untersuchungen gewonnenen Bilder nicht sehr für die Ansicht Berleses. Eine Auffaserung des Nerven unterhalb jeder einzelnen Sinneszelle war nie zu sehen; es könnte dies aber vielleicht darin begründet sein, daß die angewandten Färbemethoden für das Studium dieser feinsten Einzelheiten nicht ausreichten.

Bezüglich des distalen Fortsatzes der »trichogenen Zelle« ist zu bemerken, daß Berlese daran niemals so komplizierte Endapparate beschreibt, wie sie an den Haaren der Mandibeln und Unterlippe von *Dytiscus* (Fig. 9 u. 10 *stk*) zu sehen sind. Wo Berlese an Sinnesorganen solche »Stiftkörperchen« erwähnt, findet er sie von den Drüsenzellen gebildet, die den zusammengesetzten Protaesthesis wohl zukommen, aber den einfachen, also auch den Sinneshaaren, fehlen. Wie er ihre Bildung bei den Sinneshaaren — und später bei den Sinnesborsten und kuppelförmigen Organen, die nach ihm auch von den einfachen Protaesthesis herzuleiten sind — erklären würde, steht dahin. Da sich an anderen Sinnesorganen, die keine so hoch differenzierten percipierenden Endapparate zeigen (z. B. hohlen Grubenkegeln, Tast- und Geschmackszäpfchen), dennoch zuweilen besondere chitinartige Differenzierungen des letzten Teiles des Terminalstranges finden, so sollte es doch plausibler erscheinen, wenn man die Bildung der hoch differenzierten Endapparate auch den percipierenden Zellen selbst zuschriebe und nicht daneben gelegenen Drüsenzellen, die noch dazu vielen Organen mit Stiftkörperchen überhaupt fehlen.

Bezüglich der Funktion der Sinneshaare herrscht die übereinstimmende Ansicht, daß sie nur Organe des mechanischen Sinnes und zwar des Tastsinnes sein können. Ihr Bau läßt eine andere Deutung gar nicht zu.

2. Die Sinnesborsten.

(*Sensilla chaetica*, Schenk.)

Die Sinnesborsten unterscheiden sich in ihrem Bau nur wenig von den Sinneshaaren. Allein der percipierende Apparat ist etwas anders gestaltet. Aber wir hörten schon, daß eine scharfe Scheidung nicht zu treffen ist, vielmehr beide Formen durch mancherlei Verbindungsglieder ineinander übergehen. So ist z. B. in Fig. 11 oben eine Sinnesborste (*sb*) vom Grunde des Palpus maxillaris dargestellt, die nach dem Merkmal ziemlicher Starrheit zu den Borsten gerechnet werden muß, die aber zugleich an der Spitze abgerundet ist, was mehr auf ein Sinneshaar hindeutet.

Ebenso wie die Sinneshaare sind auch die Sinnesborsten an Größe recht verschieden, wie ein Blick auf die Fig. 12 und 14 beweist. Viel mehr noch voneinander abweichend sind aber die einzelnen Borsten in ihrer Form. Man vergleiche nur etwa die Borsten in den Fig. 11, 15 u. 24, um die Verschiedenheit gleich zu erkennen. Wir wollen hier vorläufig von den in den Fig. 21, 23 und 24 dargestellten Borsten absehen, da wir in anderer Hinsicht noch genau auf sie zu sprechen kommen müssen, und zuerst die verschiedenen in Fig. 11—20 *sb* abgebildeten Formen betrachten. Sie laufen alle in eine mehr oder weniger scharfe Spitze aus und besitzen ihre größte Stärke am Grunde. In Fig. 17 zeigt allerdings eine Borste der Coxa des Metathorax, ähnlich wie wir es bei verschiedenen Sinneshaaren sahen, eine Verjüngung an der Ursprungsstelle. Manche Borsten der Pleuren des Abdomens, von denen in Fig. 20 eine dargestellt ist, besitzen bei ziemlich geringer Größe eine beträchtliche Stärke, so daß sie in ihrem Aussehen schon sehr zu den Sinneszapfen, der nächst komplizierten Organform, hinneigen. Die meisten der Borsten lassen in ihrem Innern wieder einen feinen Kanal erkennen (s. Fig. 11 u. 14—20 *k*). Den am Grunde des zweiten Antennengliedes (Fig. 12 *sb*) und an den Gaumenplatten gelegenen (Fig. 13 *sb*) fehlt dagegen dieser Kanal; sie sind vollkommen massiv.

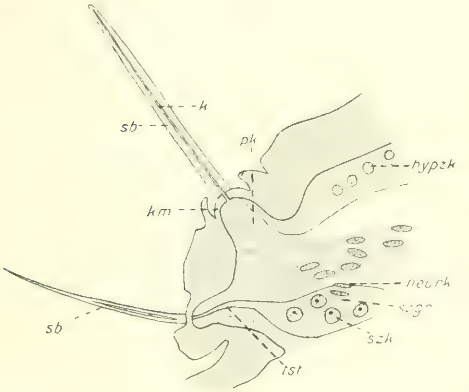


Fig. 11.

Längsschnitt durch zwei Sinnesborsten (*sb*) vom Grunde des Palpus maxillaris. 470 : 1. *k*, centraler Borstenkanal.

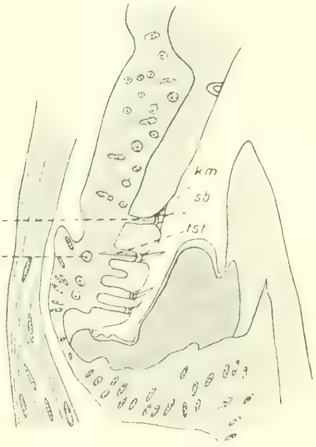


Fig. 12.

Längsschnitt durch das Feld von kleinen Sinnesborsten (*sb*) am Grunde des Pedicellus. 265 : 1.

hypzk, Hypodermiszellenkern; *km*, kuppelförmige Membran; *neurk*, Neurilemmkern; *pk*, Porenkanal; *szgr*, Sinneszellengruppe; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

Die Sinnesborsten sitzen ganz wie die Haare nicht der Körperoberfläche selbst auf, sondern sind etwas unterhalb der Oberfläche

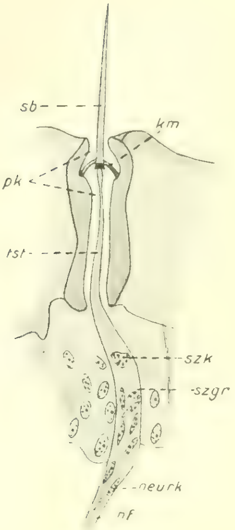


Fig. 13.

Längsschnitt durch Sinnesborste an der Gaumenplatte. 470 : 1.

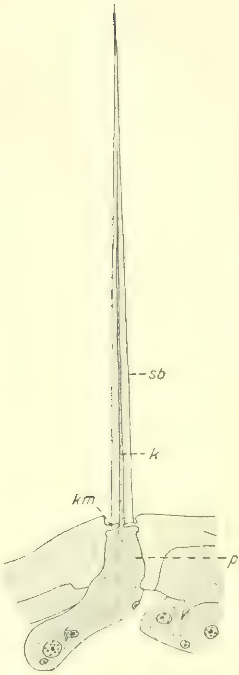


Fig. 14.

Längsschnitt durch Sinnesborste der Nackenhaut. 470 : 1.

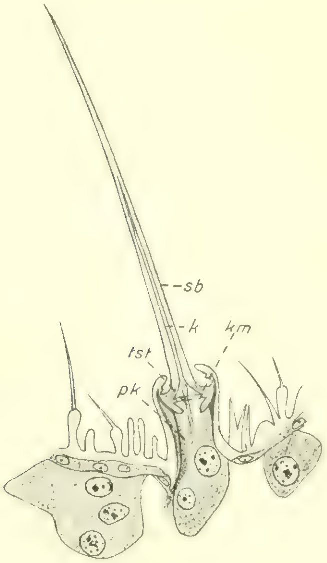


Fig. 15.

Längsschnitt durch eine auf einem Zapfen stehende Sinnesborste in der Nähe eines Abdominalstigmas. 590 : 1.

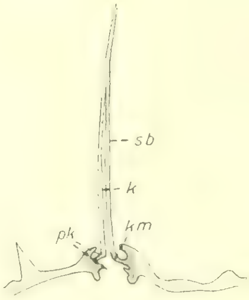


Fig. 16.

Längsschnitt durch eine ebenständige Sinnesborste bei einem Abdominalstigma. 590 : 1.

k, Kanal; *km*, kuppelförmige Membran; *neurk*, Neurilemmkern; *nf*, Nervenfaser; *pk*, Porenkanal; *sb*, Sinnesborste; *szgr*, Sinneszellengruppe; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

mit einer kuppelförmigen Membran (Fig. 11—14 u. 16—20 *km*) eingelenkt. Eine einzige interessante Ausnahme von dieser Regel bilden manche Borsten, welche in der Gegend der Abdominalstigmen am seitlichen Rande der Tergite stehen (vgl. Fig. 99 *sb* am Tergit). Die Borsten, die dort an den tiefst gelegenen Stellen inserieren, sind nicht etwas in das Körperchitin eingesenkt, sondern im Gegenteil auf kleinen Zäpfchen über dessen Oberfläche erhoben (Fig. 15 *sb*). Die an höheren Stellen derselben Sinnesfelder entspringenden Borsten zeigen den gewöhnlichen Bau (Fig. 16 *sb*). Die Zäpfchen haben Tönnchenform und erinnern etwas an die kleinen Tast- und Geschmackszäpfchen, die am Ende der Taster stehen (vgl. Fig. 44 *tz* u. *gsz*).

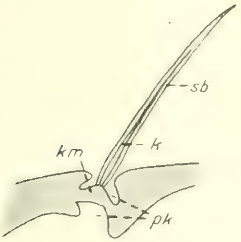


Fig. 17.

Längsschnitt durch Sinnesborste vom Rand der Coxa des dritten Beinpaares. 590 : 1.

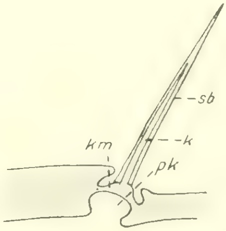


Fig. 18.

Längsschnitt durch Sinnesborste vom Episternum der Mesopleuren. 590 : 1.

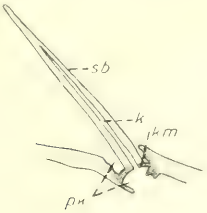


Fig. 19.

Längsschnitt durch längere Sinnesborste an den Pleuren des Abdomens. 590 : 1.

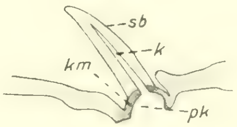


Fig. 20.

Längsschnitt durch kurze Sinnesborste an den Pleuren des Abdomens. 590 : 1.

k, Kanal; ***km***, kuppelförmige Membran; ***pk***, Porenkanal; ***sb***, Sinnesborste.

Eine kuppelförmige Membran überspannt das Lumen des Zäpfchens (Fig. 15 *km*) im oberen Teil, und ihr sitzt die Borste auf. Überhaupt finden wir im allgemeinen an den betrachteten Sinnesorganen die Borste der Kuppel aufsitzen. An den Organen der Gaumenplatten dagegen durchbricht die Borste mit dem proximalen Ende die Membran und wird festgehalten, indem diese sie umgreift (Fig. 13 *km*), ganz ebenso wie wir es schon an den Haaren der Unterlippe (Fig. 10 *km*) sahen.

Es erübrigt noch zu bemerken, daß die kuppelförmigen Membranen teils an ihrem Gipfel unter der Ansatzstelle des Haares durchbohrt sind (Fig. 11, 14, 15, 16, 19, 20 *km*), teils dagegen vollkommen massiv ererscheinen (Fig. 12, 17, 18 *km*).

Die Befestigung der Kuppeln im Porenkanal geschieht ganz wie bei den Haaren, indem dieser in seinem distalen Teil gegenüber dem proximalen erweitert ist, und der so zustande kommende Absatz der Kuppel zum Ansatz dient (Fig. 11, 12, 13, 17, 18, 20 *pk*); oder aber es bilden sich im proximalen Teil besondere Stützpunkte aus (Fig. 14, 16, 19, *pk*). Besonders kompliziert sind die Verhältnisse bei den auf Zäpfchen sitzenden Borsten. Dort entspringt erst von dem oberen Zapfenrand eine mit dem Gipfel nach dem Lumen des Zapfens hin gerichtete, durchbohrte Kuppel; der Innenwand dieser Kuppel sitzt dann erst die nach außen gewölbte kuppelförmige Membran (Fig. 15 *km*) auf. Dadurch wird eine besonders gute Bewegungsmöglichkeit der Borste gegenüber dem Körper geschaffen.

Abgesehen von den eben schon besprochenen Differenzierungen läßt der Porenkanal wie bei den Sinneshaaren zuweilen noch Erweiterungen oder Verengungen an seinen distalen und proximalen Enden erkennen. Interessant sind die Verhältnisse wieder an der Wand des Porenkanals der Borsten, die an weichen Körperteilen stehen, so z. B. den Gaumenplatten (Fig. 13) und der Nackenhaut (Fig. 14). Dort finden wir die Wand des Porenkanals in seinem ganzen Verlauf von härterem, homogenem Chitin gebildet und zwar wohl deshalb, um dem Borstenansatz stets die nötige Festigkeit zu geben. In der Nackenhaut ist jede Borste außerdem noch von einem kreisförmigen Fleck dunklen, harten Chitins umgeben. Man erkennt diesen Fleck auch in der Fig. 14. Er entspricht dem homogenen nach außen gelegenen Chitin, während die Nackenhaut sonst von weichem, lamelliertem Chitin gebildet wird, wie es auch unter dem homogenen in Fig. 14 zu sehen ist. — Auch kleine im Schnitt zahnförmig erscheinende Ringbildungen, wie sie schon im Porenkanal der Sinneshaare als Stütz- und Festigungsapparate auftraten, finden sich bei manchen Borsten des Abdomens wieder (s. Fig. 16 u. 19 *pk*).

Die Innervierung der Sinnesborsten geschieht unter Vermittlung einer oder mehrerer Sinneszellen. In Fig. 11 ist unter der unteren nicht median geschnittenen Borste eine Gruppe von vier Sinneszellen (*szgr*) dargestellt. Während das Plasma nur wenig von dem der Hypodermiszellen verschieden ist, zeichnen sich die Kerne (*szk*) durch ihre bedeutendere Größe und den Besitz eines deutlichen Nucleolus vor den

Hypodermiskernen (*hypzk*) aus. Neurilemmkerne (*neurk*) begleiten die Sinneszellengruppe. Distalwärts setzt sich diese in einen längeren Terminalstrang (*tst*) fort, der zur kuppelförmigen Membran zieht.

Ganz so liegen die Verhältnisse an den Sinnesborsten des Pedicellus (Fig. 12). Wenn auch hier eine Verbindung der einzelnen Abschnitte nicht zu erkennen ist, so kann man doch deutlich einen Terminalstrang (Fig. 12 *tst*) und in der Hypodermis gelegene runde Sinneszellenkerne (Fig. 12 *szk*) unterscheiden.

An den Sinnesborsten des Gaumens (Fig. 13) findet sich eine Gruppe von Sinneszellen (Fig. 13 *szgr*), von deren Kernen in der Figur nur zwei angeschnitten dargestellt sind (Fig. 13 *szk*). Hier erkennt man aber einen nervösen proximalen Fortsatz (*nf*), der dicht von Neurilemmkernen (*neurk*) begleitet ist und in seiner Mitte eine eigentümliche dunklere Schicht erkennen läßt, über deren Wesen oder Ursache ich keine Klarheit gewinnen konnte. Der distal verlaufende Terminalstrang (*tst*) zeigt dicht vor seinem Ende eine knöpfchenförmige Verdickung und greift dann, spitz zulaufend, in eine kleine Einbuchtung der Borstenbasis hinein. Diese Verbindung verbürgt wahrscheinlich einen Schutz vor Beschädigung des nervösen Apparates, zumal die Borstenbasis bei einer Bewegung der Borste infolge deren eigentümlichen Einlenkung eine stärkere Reizung ausübt, als wenn sie der kuppelförmigen Membran aufsäße. An den auf Zapfen stehenden Borsten des seitlichen Tergits waren ganz ähnliche Endteile eines Terminalstranges (Fig. 15 *tst*) zu sehen, jedoch fehlte eine Verbindung mit Sinneszellen.

Alle diese Sinnesborsten können ebenso wie die Sinneshaare nur Organe des mechanischen Sinnes und zwar des Tastsinnes sein. Ihre Empfindlichkeit wird dabei aber gemäß der Differenzierung ihres chitinösen und nervösen Teils bei verschiedenen Formen sehr verschieden sein.

Nunmehr fehlt noch die Betrachtung der in Fig. 21, 23 und 24 dargestellten Sinnesborsten an der Unterseite der Oberlippe (vgl. Fig. 75 *sb*) bzw. an der Tibia. In ihrem chitinösen Bau unterscheiden sie sich, abgesehen von den Größenverhältnissen, dadurch von den zuvor besprochenen, daß die Borsten an der Spitze geöffnet sind, was in den Figuren nur an der einen Borste der Oberlippe (Fig. 21 *sb* oben) einigermaßen zutage tritt, da die andern nicht median getroffen sind. Die einlenkenden kuppelförmigen Membranen erscheinen entsprechend dem bedeutenderen Umfang der Organe viel stärker und sind in ihren inneren Teilen lamelliert, außen dagegen aus hartem, homogenem Chitin gebildet

(Fig. 21 u. 23 *km*). Der Porenkanal (*pk*) zeigt keinen prinzipiellen Unterschied von dem der besprochenen Borsten.

Aber schon auf den Querschnitten durch die Oberlippe (Fig. 21) fallen unter den Borsten in der Hypodermis gelegene, große Zellen (*drz*) auf. Ihre Kerne (*drzk*) sind von dem feinkörnigen Protoplasma umgeben und im Vergleich mit denen der Hypodermis (*hypzk*) außerordentlich umfangreich. Ihre Form ist unregelmäßig. Man erkennt in ihnen zuweilen einen Nucleolus. Das Protoplasma der zugehörigen Zellen setzt sich in das Lumen der stark ausgehöhlten Borste (*sb*) hinein fort. Die Größe der unter den Borsten gelegenen Zellen im Vergleich zu den gewöhnlichen Hypodermiszellen, ihr ganzes Aussehen und weiter die Tatsache, daß die Organe an der Spitze eine Öffnung besitzen — alles spricht sehr für einen Drüsencharakter dieser Borsten.

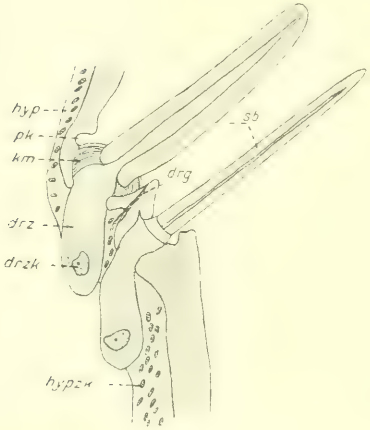


Fig. 21.

Längsschnitt durch zwei Sinnesborsten (*sb*) in Verbindung mit Drüsenzellen (*drz*) an der Unterseite der Oberlippe. 265 : 1.

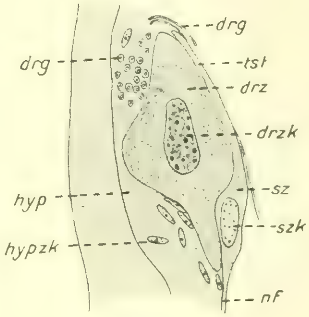


Fig. 22.

Längsschnitt durch Drüsenzelle (*drz*) und Sinneszelle (*sz*) unter einer Borste von der Unterseite der Oberlippe. 590 : 1.

drg, Drüsenausführungsgang; *drzk*, Drüsenzellenkern; *hyp*, Hypodermis; *hypzk*, Hypodermiszellenkern; *km*, kuppelförmige Membran; *nf*, Nervenfaser; *pk*, Porenkanal; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

In dieser Vermutung wird man durch die Verhältnisse der Borsten an den Beinen noch weiter bestärkt. Die Borsten der Tibia sind noch bedeutend größer als die der Oberlippe. In beiden Figuren (23 u. 24) sind sie nicht in ihrer ganzen Länge, also nicht median getroffen und lassen deshalb auch die Öffnung an ihrer Spitze nicht erkennen. Unter jeder Borste fällt vor allem eine riesengroße Zelle in die Augen, deren Plasma sich in das weite Lumen der Borste hinein fortsetzt (Fig. 23 *drz*).

Nach dem distalen Teil der Zelle hin zeigt das Plasma eine feine Streifung und eine deutlich wabige Struktur. An den einzelnen Fasern des Wabenwerks erkennt man feine Secretkörnchen, die, an ihnen entlang gleitend, allmählich nach außen geleitet werden dürften. Sehr oft findet sich in dem Plasmaleib eingeschlossen eine helle Vacuole (Fig. 25 *va*), die das Secret aufspeichert, um es dann jedenfalls plötzlich zusammen abgeben zu können.

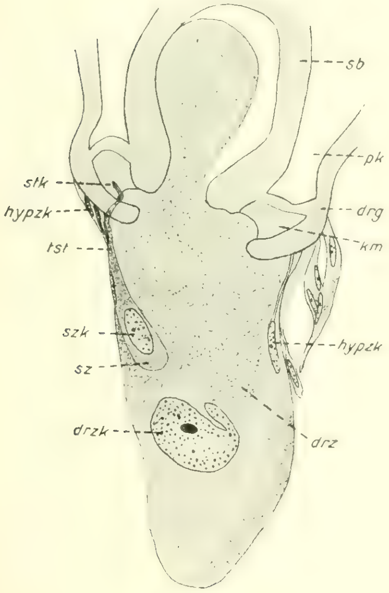


Fig. 23.

Längsschnitt durch große Sinnesborste (*sb*) in Verbindung mit Drüsenzelle (*drz*) an der Tibia. 470 : 1. *stk*, Stiftkörperchen; *sz*, Sinneszelle. Weitere Abk. s. S. 113.

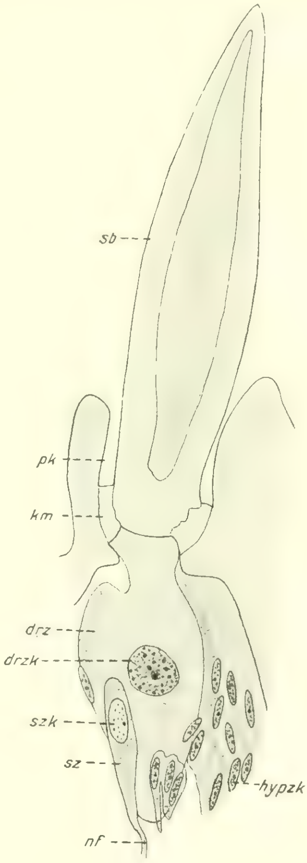


Fig. 24.

Längsschnitt durch große Sinnesborste (*sb*) in Verbindung mit Drüsenzelle (*drz*) an der Tibia. 470 : 1. *nf*, proximaler nervöser Fortsatz der Sinneszelle; *sz*, Sinneszelle. Weitere Abk. s. S. 113.

Wenn so die Struktur des Protoplasmas und seine Einschlüsse die Drüsennatur schon deutlich erkennen lassen, so trägt das Verhalten des Kernes hierzu auch wesentlich bei. Seine bedeutende Größe spricht schon dafür, besonders aber seine Gestalt. Sehr oft und gerade in den Zellen, deren Plasmastruktur auf eine lebhafte Secernierungstätigkeit hinweist oder die eine Vacuole enthalten, erkennt man an ihm die Bildung von Fortsätzen (Fig. 23 u. 25 *drzk*). Besonders schön zeigt der in Fig. 25 dargestellte Drüsenzellkern nach der Vacuole (*va*) hin pseudopodienartige Fortsätze ausgebildet, welches Verhalten bei secernierenden Zellen nicht selten beobachtet wird. Neben einem Nucleolus enthält der Kern der Zellen nur verhältnismäßig wenig chromatische Substanz. So darf man wohl sicher behaupten, daß Protoplasma sowohl als Kern dieser Zelle Verhältnisse zeigen, wie sie secernierenden Zellen eigen sind, und somit ist also den Borsten an der Oberlippe und den Beinen in erster Linie Drüsencharakter zuzuschreiben.

Ganz zu Beginn meiner Untersuchungen war es mir aber an Sagittalschnitten durch die Oberlippe schon aufgefallen, daß häufig neben der großen Drüsenzelle (Fig. 22 *drz*) eine zweite kleinere Zelle (Fig. 22 *sz*) gelegen war, deren Kern (*szk*) gegenüber denen der Hypodermiszellen (*hypzk*) immerhin noch eine recht ansehnliche Größe besaß. Eine Erklärung für diese zweite Zelle ließ sich damals noch nicht geben, zumal sich weder proximale noch distale Fortsätze daran fanden. Erst als ich dann zur Untersuchung der Borsten an den Beinen (Fig. 23 u. 24) schritt und dort eine ganz entsprechende Zelle fand, die sich genau in ihrem Zusammenhang mit der Borste und nervösen Elementen verfolgen ließ, wurde mir die Bedeutung dieser Zelle klar. Kontrollpräparate zeigten dann an den Borsten der Oberlippe ganz Entsprechendes.

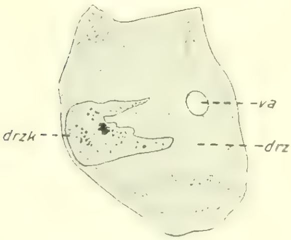


Fig. 25.

Schnitt durch einzelne Drüsenzelle (*drz*) mit verzweigtem Kern (*drzk*) und Vacuole (*va*) unter einer Borste der Tibia. 265 : 1.

Die Form dieser Zelle (Fig. 22, 23, 24 *sz*) kann man als spindelförmig bezeichnen. Wo die Spindel den größten Durchmesser besitzt, liegt der Kern (*szk*). Dieser besitzt regelmäßig eine ellipsoidische Form und zeigt mit seinem deutlichen Nucleolus und geringen Chromatingehalt das charakteristische bläschenförmige Aussehen eines Sinneszellenkernes. Wie der Kern, so erinnert auch die Beschaffenheit des Protoplasmas an eine typische Sinneszelle. Es erscheint gegenüber dem der Drüsenzelle viel dichter und färbt sich deshalb auch stärker. Am proximalen (Fig. 22 u. 24) und distalen Teil (Fig. 22) der Zelle besitzt es eine feine Streifung. Vor allem wird der Sinneszellencharakter dadurch bestätigt, daß die Zelle an ihrem proximalen Ende in einen feinen nervösen Fortsatz übergeht (Fig. 22 u. 24 *nf*), während ihr distales Ende zu einem längeren oder kürzeren Terminalstrang (Fig. 22 u. 23 *tst*) ausgezogen ist.

Dieser Teil bietet das Interessanteste und stützt vor allem die Auffassung, daß es sich um eine Sinneszelle handelt, noch ganz besonders. Unter den vielen Präparaten, die von den Borsten der Tibia angefertigt wurden, erlaubte nur eins die Verfolgung des Terminalstranges bis zu seinem Ende. Es ist dies in dem Umstande begründet, daß es meist unmöglich ist, Schnittserien zu erhalten, und die Verfolgung der Verhältnisse gerade bei diesen umfangreichen Borsten erfordert ganz unbedingt eine Serie aufeinanderfolgender Schnitte. Meistens sieht man in einem Schnitte nur ein Stück des Terminalstranges getroffen, und, wenn die Verbindung mit der Sinneszelle fehlt, ist es oft sehr schwer, den Terminalstrang unter den Ausführungsgängen einzelliger Drüsen (Fig. 21, 22, 23 *drg*), die in großer Zahl in die Gelenkgrube (den distalen Teil des Porenkanals) der Borsten münden, herauszufinden. In einem Falle jedoch war der Terminalstrang von der Sinneszelle bis zu seinem Ende an drei aufeinander folgenden Schnitten zu verfolgen. Die Kombination der drei Schnittbilder zeigt Fig. 23. Alles, was sich nicht auf die Borste bezieht, ist in diesem Bild nicht dargestellt. Am tiefsten liegt die große Drüsenzelle (*drz*); ihrer Oberseite dicht angeschmiegt, fast in sie eingesenkt liegt die Sinneszelle (*sz*). Ihr Terminalstrang (*tst*) verläuft, allmählich ansteigend, nach dem seitlichen Rand der Drüsenzelle, zieht sich unter die Gelenkmembran (*km*) hin und dringt schließlich in diese ein. Hier endigt er dann unter Bildung eines Stiftkörperchens (*stk*), das die Form einer dreiseitigen Pyramide zu besitzen scheint.

Wasmann beschrieb im Jahre 1903 am Abdomen von *Lomechusa* Haarbüschel, unter deren einzelnen Haaren je eine Drüsenzelle und eine Sinneszelle gelegen sind. Die Abbildung, die er von solchen Haaren gibt, ist freilich den hier von *Dytiscus* gegebenen nicht sehr ähnlich.

Dagegen erinnern die Fig. 22 und 23, welche die beiden am Grunde der Borsten gelegenen Zellen zeigen (*drz* u. *sz*), etwas an die von Holmgren, 1895, gegebenen Abbildungen von Haardrüsen der Macrolepidopterenlarven. Jedoch sind die dort auftretenden Zellen als Drüsenzelle und trichogene Zelle von Holmgren erkannt worden, während eine sehr kleine Sinneszelle sich außerdem oft noch findet. Bei den Borsten von *Dytiscus* ist von einer trichogenen Zelle nichts zu bemerken, dagegen zeigt die Sinneszelle eine viel bedeutendere Ausbildung. Wenn man sich der Berleseschen Ansicht vom Bau der Sinnesborsten anschließt, so muß man allerdings in der Sinneszelle eine trichogene Zelle erblicken, die durch Verbindung mit einem Nerven nachträglich zu einer Sinnesfunktion befähigt ist, denn die Borsten sind wie die Haare von seinen einfachen Protaesthesis herzuleiten. Daß jedoch die BERLESEsche Hypothese für die Bildung der stiftförmigen Endigung, die wir an den Borsten kennen lernten, keine Erklärung geben kann, wurde schon bei den Sinneshaaren, die solche Endigungen zeigten, erwähnt.

Durch die enge Beziehung, in der die Drüsen- und Sinneszellen an den besprochenen Borsten von *Dytiscus* stehen, dürfte eine empfindliche Drüsenfunktion der Borsten gewährleistet sein. Denn während zumeist den Drüsenhaaren percipierende Elemente fehlen, finden sich an den hier geschilderten Formen besondere Sinnesapparate. Auf einen von diesen dem Centralorgan übermittelten Reiz dürften die Drüsen von dort aus durch die an sie herantretenden Nervenendigungen, die hier freilich nicht untersucht werden konnten, zu plötzlicher Secretion angeregt werden.

WASMANN schreibt den von ihm an *Lomechusa* untersuchten Haaren ganz dieselbe Funktion zu.

3. Die Sinneszapfen.

Zwischen den Sinnesborsten und Sinneszapfen bestehen, wie schon bei den Borsten erwähnt wurde, ebenfalls Übergänge. Wenn man die in Fig. 20 abgebildete Sinnesborste der Abdominalpleure etwa mit dem in Fig. 34 dargestellten Zapfen der Mesopleuren vergleicht, so sieht man, daß in der Tat zwischen beiden Formen nur verhältnismäßig geringe Unterschiede bestehen.

Auch zu den Sinneshaaren zeigen die Zapfen noch unverkennbare Beziehungen; so erscheinen die in den Fig. 26 und 27 abgebildeten Zapfen vom Lobus internus bzw. dem Mesoscutum in ihrer Form noch ziemlich haarähnlich, und bei den in Fig. 31 dargestellten Zapfen (*szpf*) vom Vorderrand der Oberlippe müßte man zweifeln, ob man sie nicht überhaupt ohne weiteres den Haaren zurechnen sollte, wenn sie nicht infolge ihrer tiefen Einsenkung und ihres sonstigen Baues in enger Beziehung mit ebenfalls an dieser Körperstelle auftretenden typischen Sinneszapfen (Fig. 30 *szpf*) ständen.

Nach der anderen Seite hin finden sich auch zu den komplizierteren Sinneskegeln Übergangsformen, wie aus einem Vergleich der Zapfen (*szpf*) in Fig. 28 und 29 mit dem in Fig. 47 dargestellten massiven Grubenkegel (*mgk*) erhellt.

Aus diesen vielseitigen Beziehungen zu anderen Organformen ergibt sich schon, daß zu den Sinneszapfen recht verschieden gestaltete

Formen gehören müssen. Das ist in der Tat der Fall, wie ein Blick auf die Fig. 26, 28, 30, 33 *szpf* und 42 *kz* etwa lehrt. Es soll hier die Beschreibung mit den Teilen der Organe begonnen werden, die untereinander am meisten übereinstimmen. Dies sind der Porenkanal und die Membran, welche die Einlenkung der Zapfen besorgt.

Der Porenkanal zeigt oft noch die primitive, fast vollkommen cylindrische Form (vgl. Fig. 30, 31, 32 u. 33 *pk*). Der proximale Teil behält diese meist bei, während der distale sich nach außen erweitert (Fig. 26, 28, 34, 36, 39, 42 *pk*) oder verengt (Fig. 29, 35, 37 *pk*). An den in den Fig. 34—43 dargestellten »keulenförmigen Zapfen« sehen wir den distalen Teil des Porenkanals oft am Grunde dem Zapfen eng anliegen, dann aber sich mehr oder minder stark nach außen erweitern (Fig. 34, 36, 39, 42 *pk*). Aber auch der proximale Teil kann Differenzierungen zeigen. Oft erscheint seine Wand im Schnitt wellenförmig kontouriert, was von ringförmigen Vorsprüngen herrührt, die sie in das Lumen des Kanals an verschiedenen Stellen aussendet (Fig. 34, 37,

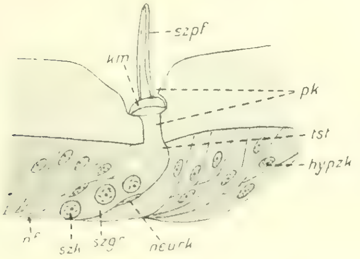


Fig. 26.

Längsschnitt durch Sinneszapfen (*szpf*) mit Sinneszellengruppe (*szgr*) am Lobus internus. 470 : 1.

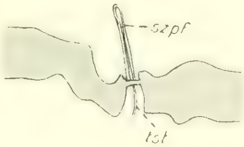


Fig. 27.

Längsschnitt durch feinen Sinneszapfen (*szpf*) am Mesoscutum. 590 : 1.

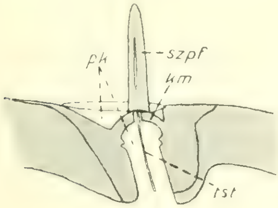


Fig. 28.

Längsschnitt durch Sinneszapfen (*szpf*) beim ersten Thoracalstigma. 1000 : 1.

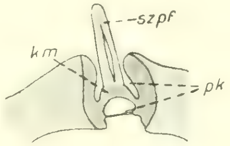


Fig. 29.

Längsschnitt durch Sinneszapfen (*szpf*) am Pleurenrand des Abdomens. 590 : 1.

hypzk, Hypodermiszellenkern; ***km***, kuppelförmige Membran; ***neurk***, Neurilemmkern; ***nf***, Nervenfaser; ***pk***, Porenkanal; ***szk***, Sinneszellenkern; ***tst***, Terminalstrang.

38, 42 *pk*). Dabei kann er sich, wie an dem in Fig. 42 dargestellten keulenförmigen Zapfen des ♀ Pronotums, nach innen zu verengen.

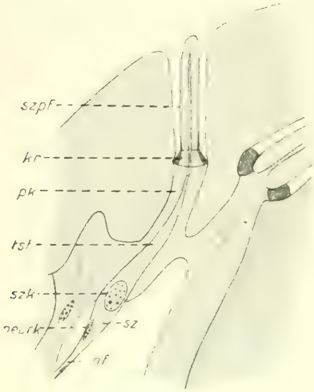

szpf
kr
pk
tst
szk
neurk
sz
nf

Fig. 30.

Längsschnitt durch Sinneszapfen (*szpf*) und Sinneszelle (*sz*) am Vorderrand der Oberlippe. 470 : 1. *nf*, Nervenfaser; *tst*, Terminalstrang.

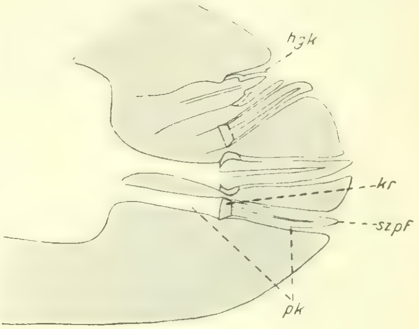

hgk
kr
szpf
pk

Fig. 31.

Sagittalschnitt durch Vorderrand der Oberlippe mit Sinneszapfen (*szpf*) und hohlem Grubenkegel (***hgk***). 470 : 1.

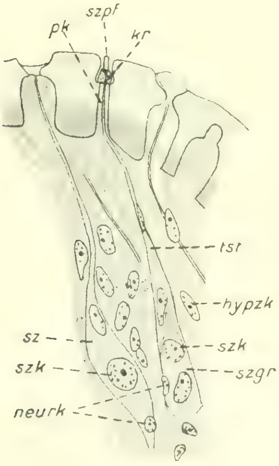

szpf
pk
kr
tst
hypzk
sz
szk
szk
szgr
neurk

Fig. 32.

Längsschnitt durch kleinen, massiven, grubenständigen Zapfen (*szpf*) mit Sinneszellengruppe (*szgr*) an der Antenne. 590 : 1.

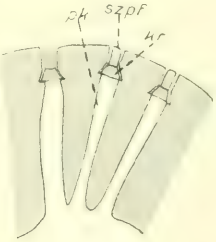


Fig. 33.

Längsschnitt durch drei kleine, massive, grubenständige Sinneszapfen (*szpf*) des Penis. 590 : 1.

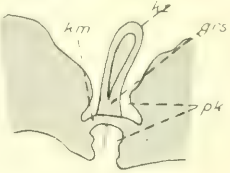


Fig. 34.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen (*kz*) der Mesopleuren. 1020 : 1. *grs*, Grundstück.

hypzk, Hypodermiszellenkern; *km*, kuppelförmige Membran; *kr*, Chitinkragen; *neurk*, Neurilemmkern; *pk*, Porenkanal; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

An Organen weicher Körperteile, z. B. den in Fig. 28 und 29 dargestellten Zapfen am ersten Thoracalstigma, bzw. dem Pleurenrand vom Abdomen eines noch weichen Käfers, zeigen die Wandungen des Porenkanals wieder Aussteifung mit härterem, dunklem Chitin.

Der proximale Teil des Porenkanals kann gegen den distalen enger sein (Fig. 26, 28, 29, 34—42 *pk*). Dann sitzt die den Zapfen befestigende Membran dem zustandekommenden Absatz auf. Sonst sitzt sie in einer ringförmigen Furche auf, die in die Wand des Porenkanals gegraben ist (Fig. 30—33 *pk*). Die Membran selbst besitzt auch hier meist noch Kuppelform (Fig. 26, 28, 29, 34, 36—39, 42 u. 45 *km*); dabei zeigt die Kuppel eine sehr verschiedene Höhe. Zuweilen ist die Membran aber kegelstumpf- oder kragenförmig (Fig. 30—33, 35, 40 u. 41 *kr*), wie wir es später auch bei den massiven Grubenkegeln wieder kennen lernen werden. Die kragenförmigen Membranen sind am Pol, wie schon aus der Bezeichnung hervorgeht, immer offen, während die kuppelförmigen meist ganz geschlossen sind oder höchstens in ihrer Mitte einen feinen Kanal besitzen. Der Ansatz der Membranen im Porenkanal geschieht im allgemeinen um so tiefer, je größer der Zapfen ist, so daß von diesem oft nur ein kleiner Teil aus dem Kanal hervorragt.

Der kuppelförmigen Membran oder dem Kragen sitzen nun die Zapfen entweder (und dies ist meistens der Fall) auf, oder sie sind, wie wir auch schon von manchen Haaren und Borsten hörten, dadurch an ihnen befestigt, daß die Membranen sie am proximalen Teil fest umgreifen (Fig. 31, mittlerer Zapfen, und Fig. 41). Die Zapfen selbst besitzen mannigfache Form. Die haarähnlichen (Fig. 26, 27, 31 *szpf*) wurden schon erwähnt, ebenso die in Fig. 28 und 29 dargestellten kegelähnlichen. Die typische Zapfenform zeigt das in Fig. 30 *szpf* dargestellte Organ. Es sind cylindrische Apparate, an ihrem Ende etwas abgerundet oder eben. An Größe sind sie recht verschieden. Die kleinsten Formen (Fig. 32 u. 33 *szpf*) besitzen die Gestalt eines Kegelstumpfes. Meistens zeigen die Zapfen in ihrer Mitte einen feinen Kanal, der durch die kuppelförmige oder kragenförmige Einlenkungsmembran hindurch mit dem Porenkanal kommunizieren kann. Dies ist aber durchaus nicht immer der Fall (vgl. Fig. 26, 28, 29). Oft erreicht der Kanal den Grund des Zapfens gar nicht, und so finden sich alle Übergänge zu den ganz massiven kleinen Zäpfchen der Fig. 32 und 33.

Ganz eigentümliche Form zeigen die in den Fig. 34—42 dargestellten Organe, die sich in großer Zahl am ganzen Körper des Käfers finden, und für die ich schon die Bezeichnung »keulenförmige Zapfen« angewandt habe. Äußerlich betrachtet, erscheinen sie zuweilen den

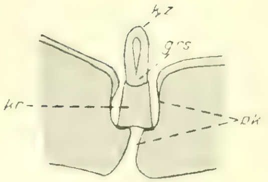


Fig. 35.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen des Mesoscutellum vom ♂. 1020 : 1.

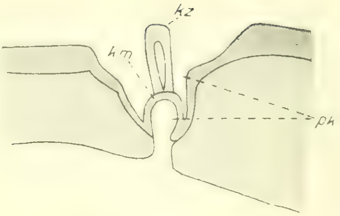


Fig. 36.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen am Pronotum des ♂. 815 : 1.

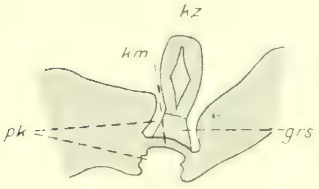


Fig. 37.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen der Propleuren. 1020 : 1.

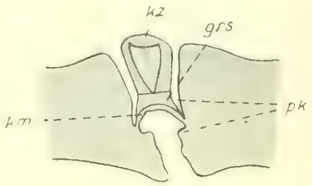


Fig. 38.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen des Prosternum. 1020 : 1.

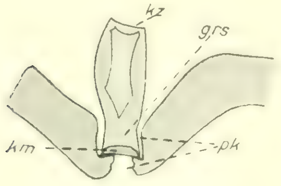


Fig. 39.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen von der Unterseite des Abdomens. 1020 : 1.

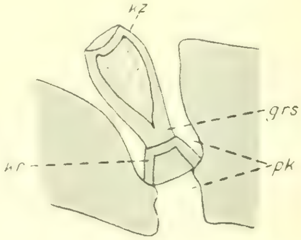


Fig. 40.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen des Trochanter. 1020 : 1.

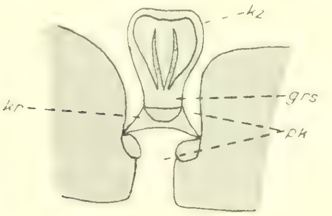


Fig. 41.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen des Metasternum. 1020 : 1.

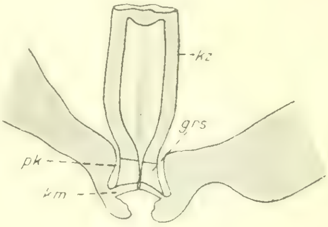


Fig. 42.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen am Pronotum des ♀. 815 : 1.

grs, Grundstück; *km*, kuppelförmige Membran; *kr*, kragenförmige Membran; *kz*, keulenförmiger Zapfen; *pk*, Porenkanal.

gewöhnlichen Zapfen, wie sie etwa am Lobus internus (Fig. 26) oder am Vorderrand der Oberlippe (Fig. 31) auftreten, recht ähnlich, und sie sind auch sicher durch alle denkbaren Zwischenstufen mit solchen Formen verbunden. In ihrer typischen Ausgestaltung zeigen sie aber Verhältnisse, wie sie in Fig. 42 zu erkennen sind. Sie bestehen aus einem Grundstücke, das bis auf einen feinen Kanal vollkommen massiv und aus hartem Chitin gebildet ist (Fig. 42 *grs*), und einem diesem aufsitzenden, sich flaschen- oder keulenförmig erweiternden, hohlen Zapfen. Beide Teile lassen sich an den meisten dieser Organe leicht erkennen, wenn sie auch nicht immer so deutlich gegeneinander abgesetzt sind wie in Fig. 42. Der flaschen- oder keulenförmige Teil beginnt etwa dort, wo in den Abbildungen die Höhlung des Zapfens sichtbar wird. Der Kanal, der das Grundstück durchzieht, ist nämlich so außerordentlich fein, daß man ihn an den kleineren Organen nur selten sieht, während er an der größten Form (vgl. Fig. 42) leichter wahrnehmbar ist.

Am Ende des keulenförmigen Teiles ist die abschließende Wand in Form einer flachen Delle leicht eingedrückt, was man an der scheinbaren Verdickung der abschließenden Wand erkennt, die an dickeren Schnitten sichtbar wird. Tatsächlich ist aber keine Verdickung, sondern nur eine Einsenkung vorhanden. Der vorspringende Zapfenrand zeigt oft unregelmäßige Vorsprünge und Einbuchtungen. Manchmal schien es, als ob durch die Mitte der Einsenkung ein feiner Kanal hindurchzöge. Ganz sicher konnte ich dies aber nicht feststellen.

Der Hohlraum des Zapfens ist von einer körnigen Masse erfüllt, die besonders in einer mittleren oder mehreren seitlichen Reihen angehäuft erscheint und festere Konsistenz annehmen kann. In Fig. 40 und 41 lassen die keulenförmigen Zapfen des Trochanter bzw. Metasternum diese Masse in zwei Zügen angeordnet erkennen. Besonders in dem letzten sehr breiten Zapfen (Fig. 41) erscheint sie so verdichtet, daß sie fast den Eindruck von aussteifenden Rippen hervorruft. Über das Wesen der körnigen Masse vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen. Vielleicht ist es umgewandelte Substanz der Zellen, welche die Zapfen bildeten. Wenn es gelänge, in der distal den Zapfen abschließenden Wand eine feine Öffnung sicher nachzuweisen, wäre es vielleicht auch angängig, die körnige Masse als ein Drüsensecret anzusprechen, das durch die Zapfen nach außen geführt wird. Immerhin ständen dann dieser Auffassung noch Bedenken entgegen, weil die feinen zu- und abführenden Kanäle das Secret, in dem Zustande wenigstens, wie es nach der Konservierung in den Zapfen erscheint, kaum zu leiten vermöchten.

An die keulenförmigen Zapfen schließt sich in der Hypodermis eine einzige Zelle (Fig. 43 *sz?*) an, deren Plasma stark färbbar ist, und deren Kern (*szk?*) in seiner Mitte eine starke Anhäufung von Chromatin zeigt. Eine sehr typische Sinneszelle ist diese Zelle keinesfalls, zumal es auch niemals gelang, einen proximalen nervösen Fortsatz an ihr zu entdecken. Trotzdem kann die Frage, ob es sich um eine Sinneszelle oder etwa um eine Drüsenzelle handelt, nicht endgültig entschieden werden.

Damit sind wir schon zur Frage der Innervierung der Sinneszapfen hingeführt worden. Gegenüber den schon an den Haaren und Borsten besprochenen Verhältnissen zeigen die Sinneszapfen nichts Besonderes. Die Sinneszellen liegen in der Einzahl (Fig. 30 *sz*) oder zu mehreren (Fig. 26 u. 32 *szgr*) unter den Zapfen. Ihre runden Kerne (*szk*) sind durch diese Form von den länglichen der Hypodermis (Fig. 26 u. 32 *hypzk*) unterschieden. Sie zeigen einen deutlichen Nucleolus. Neurilemmkerne (*neurk*) begleiten die Zellen sowohl wie ihre nervösen proximalen Fortsätze (Fig. 26 u. 30 *nf*). Distalwärts laufen die Sinneszellen in zuweilen sehr lange Terminalstränge aus (Fig. 30 u. 32 *tst*). Diese schließen, wenn die kuppelförmige Membran eine Öffnung besitzt, oder wenn ein hohler Kragen die Einlenkung des Zapfens besorgt, an die Zapfen selbst an (Fig. 28, 30 u. 32 *tst*); ist die kuppelförmige Membran dagegen massiv, so setzen sie an diese an (Fig. 26 u. 27 *tst*). Besondere Endapparate scheinen stets zu fehlen.

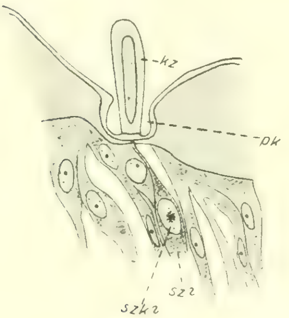


Fig. 43.

Längsschnitt durch keulenförmigen Zapfen und Sinneszelle (?) (*sz?*) am Pronotum des ♀. 470 : 1. Weitere Abk. s. S. 113.

Auch den Sinneszapfen von *Dytiscus* kann nur mechanische Reizbarkeit zugesprochen werden. Ihr chitinöser Bau schließt ein Reagieren auf chemische Reize aus. Den keulenförmigen Zapfen könnte vielleicht eine secernierende Aufgabe zukommen, doch ist nach den vorliegenden Daten darüber noch nichts Sicheres auszusprechen.

4. Die Tast- und Geschmackszäpfchen.

Unter dem Namen »Tastzäpfchen« faßt Nagel die Sinnesorgane zusammen, die am Ende der distalen Tasterglieder in zwei getrennten Feldern stehen (Fig. 44 u. 77—79 *tz* u. *gsz*) und diesen Teilen der Mundwerkzeuge in erster Linie das Gepräge von Tast- und Geschmacksapparaten verleihen. Nagel beschreibt diese schon von J. Braxton-Hicks aufgefundenen und von Leydig als »Wärzchen« bezeichneten Organe an den letzten Tastergliedern von *Dytiscus* und *Acilius*.

Es sind dort aber zwei Formen dieser Zäpfchen zu unterscheiden, die nicht nur, wie Nagel angibt, in ihrer Größe voneinander verschieden sind, sondern auch in ihrem Bau (s. Fig. 44). Die bei weitem häufigeren sind die kleineren Tastzäpfchen (Fig. 44 *tz*). Die Größe dieser Organe beträgt 10 μ, ihr Durchmesser 3 μ. Betrachtet man ein solches kleines Organ, so zeigt es die Form eines der Tasterspitze aufsitzenden Tönnchens und erinnert dadurch etwas an die auf Zapfen stehenden Borsten an den seitlichen Teilen der Abdominaltergite (Fig. 15 *sb*). Die Tönnchenform wird hier aber noch besonders dadurch nachgeahmt, daß die Zapfen am Grunde von drei dickeren Chitinringen faßreifenartig umspannt werden. Der obere Boden des Tönnchens liegt etwa um ein Sechstel der ganzen Zapfenhöhe in dem Faßmantel eingesenkt, so daß sich dieser kragenförmig über den oberen Boden erhebt. Dem oberen Boden sitzt dann in der Mitte ein kleiner, schlanker, massiver Kegel auf, der mit seiner Spitze nur wenig über den Kragenrand hervorragt. Die Zapfenwand, die Membran, welche den oberen Boden bildet, und der kleine massive Kegel zeigen im Schnitt alle etwa die gleiche Stärke. Der kragenförmige Rand und der Kegel laufen nach dem distalen Ende spitz zu.

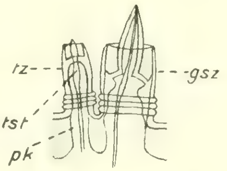


Fig. 44.

Längsschnitt durch Tast- und Geschmackszäpfchen am Palpus maxillaris. 860 : 1. *gsz*, Geschmackszäpfchen; *tz*, Tastzäpfchen. Weitere Abk. s. S. 113.

In dem Lumen des Tönnchens verläuft central ein heller, stark lichtbrechender Strang (Fig. 44 *tst*), der feste Konsistenz zu haben scheint und, dicht bevor er an die das Lumen nach oben abschließende Membran herantritt, etwas keulenförmig verdickt ist. Nagel gibt in seiner Beschreibung eine keulenförmige Verdickung an der Stelle an, wo der Strang in das Lumen des Zapfens eintritt. Meine Präparate haben sie nie an dieser Stelle, sondern stets unmittelbar vor dem Anlehnen des Stranges an die Quermembran gezeigt. Es ist bei der außerordentlichen Kleinheit der Organe — der Durchmesser des gesamten Zapfens beträgt, wie gesagt, nur 3 μ — nicht leicht festzustellen, ob sich der centrale Strang nur an die Quermembran anlegt, oder ob er diese durchbricht und sich an den kleinen, stark lichtbrechenden Kegel ansetzt oder gar in diesen unmittelbar übergeht. Denn der Durchmesser des centralen Stranges ist so gering, daß man selbst bei Einstellung seines optischen Medianschnittes die Quermembran durchschimmern sieht. Dennoch glaube ich bestimmt und in voller Übereinstimmung mit Nagel, daß der centrale Strang die Membran durchbricht und unmittelbar in den kleinen Kegel übergeht. Kegel und Centralstrang, die sich weder in dem Lichtbrechungsvermögen noch in ihrer Färbung unterscheiden, stehen also in direktem Zusammenhang.

Diese Tatsache ist von großer Bedeutung. Wir werden dies besser zu erkennen vermögen, wenn wir den Centralstrang proximalwärts, bei seinem Verlauf in das Innere des Tastergliedes hinein verfolgen. Er durchsetzt, das Lumen des Zäpfchens verlassend, das Körperchitin, welches beim jungen Käfer sehr fein lamelliert erscheint, in einem engen, cylindrischen Porenkanal (Fig. 44 *pk*). Bald nach seinem Eintritt in den Bereich der Hypodermis erkennt man in dem in seinem ganzen Verlauf homogen erscheinenden Strang eine feine Streifung, sieht ihn seine Indifferenz gegen angewandte Färbemittel verlieren und unter Auffaserung in eine Gruppe von fünf bis sechs hintereinander gelegenen Zellen, die Sinneszellen, übergehen (Fig. 78 *szgr*). Diese unterscheiden sich durch ihre runden Kerne von den Hypodermiszellen mit länglich ovalen Kernen. Außerdem sind sie von langen schmalen Neurilemmkernen (Fig. 78 *neurk*) begleitet, die der Nervenscheide angehören, welche nach v. Rath die ganze Sinneszellengruppe und den sich proximal daran anschließenden Nerven umkleidet.

Wir haben also in dem das Lumen des Zapfens durchsetzenden Strang nichts anderes vor uns, als die zusammengelagerten und verschmolzenen Ausläufer der Sinneszellen, den Terminalstrang. Das homogene, chitinähnliche Aussehen muß den Schluß nahelegen, daß der Terminalstrang in seinen distalen Partien eine chitinartige Umwandlung erleidet oder doch zum mindesten aus sehr modifiziertem Plasma besteht. Nagel selbst kommt zu diesem Schluß, indem er sagt: »Es macht mir den Eindruck, als ob man . . . nicht die Annahme umgehen kann, daß es bei den Arthropoden eine chitinartige Umwandlung der Nervenendigungen gebe . .« Überzeugt scheint er allerdings nicht gewesen zu sein. Aber wo wir wissen, daß wir in den Sinneszellen nichts anders vor uns haben als Hypodermiszellen, die durch Entsendung eines Fortsatzes in das nervöse Centralorgan hinein (v. Rath) oder durch dichte Umspinnung mit Nervenfibrillen (Berlese) zu einer Sinnesfunktion befähigt sind, kann es uns nicht mehr befremden, wenn sich die distalen Fortsätze dieser modifizierten Hypodermiszellen chitinartig umwandeln. Und wenn wir diese Umwandlung, die durch die Präparate bestätigt erscheint, und der theoretisch nichts im Wege steht, annehmen, so ist es auch nicht mehr erstaunlich, daß an den Spitzen mancher Sinnesanhänge Öffnungen auftreten können, die von den distalen Teilen der Terminalstränge erfüllt sind. Denn wir haben ja dann keine freien Nervenendigungen, deren Vorkommen bei den Arthropoden allerdings unwahrscheinlich erscheinen müßte, sondern chitinöse Endorgane, die von den Sinneszellen gebildet und durch sie in der Lage sind, Reize zu percipieren. Kräpelin ging sogar so weit, die verschließenden Platten an den Membrankanälen der Hymenopteren als Produkte nervöser Elemente anzusprechen, und Nagel scheint geneigt, die kleinen massiven Kegel der Tastzäpfchen als besonders umgewandelte Nervenendorgane aufzufassen.

Die größeren Zäpfchen an den Tasterspitzen, die Nagel auch als Tastzäpfchen bezeichnet, zeigen in vieler Hinsicht mit den kleineren Übereinstimmung (Fig. 44 *gsz*). Vor allem lassen auch sie einen tönnchenförmigen Bau erkennen. Nur sind bei ihnen die Tönnchen etwas weiter, und am oberen Ende ist ihre Wand etwas auseinandergetrieben, so daß sie den größten Durchmesser (8 μ) in der Nähe des oberen Endes zeigen. Außerdem zeigt die Wandung unter der Stelle, wo die verschließende Membran (der eingesenkte obere Boden des Tönnchens) aufsitzt, eine bedeutende Verstärkung. Diese erscheint deshalb vonnöten, weil die Membran nicht wie bei den kleineren Formen nur einen kleinen massiven Kegel zu tragen hat, sondern einen großen hohlen Kegel von 9 μ Höhe. Nagel hat diesen bei seinen Untersuchungen auch für einen massiven Kegel gehalten von gleichem Bau, nur größerem Umfang wie die Kegel der kleinen Tönnchen. Dies ist aber nicht der Fall. Vielmehr ist das Gebilde ein schlanker Hohlkegel, dessen Größe der des ganzen Tönnchens (ebenfalls 9 μ) gleichkommt. An seiner Spitze läßt er einen äußerst feinen Kanal erkennen, in den sich ein feiner chitinähnlicher Strang hinein fortsetzt, der wie bei den kleinen Tastzäpfchen sich proximalwärts in die Sinneszellengruppe auffasert und deshalb als Terminalstrang anzusprechen ist. Die Verhältnisse des Terminalstrangs, des Porenkanals und der Sinneszellengruppe zeigen im übrigen keinerlei Unterschiede und Abweichungen von den entsprechenden Teilen bei den kleineren Tastzäpfchen (vgl. Fig. 78).

Was nun die Funktion dieser beiden Organformen betrifft, so können wir, nachdem wir zur Kenntnis ihres verschiedenartigen, chitinösen Baues gelangt sind, nicht mehr an eine gleiche Funktion denken. Nagel sprach beiden vermeintlich gleichen Organen auf Grund ihres

Baues und seiner Beobachtungen am lebenden Käfer feine Tastfunktion zu: »Offenbar darf man in diesen Organen den wichtigsten Tastapparat der Dytisciden sehen.« Er muß es aber auf Grund seiner Experimente unentschieden lassen, ob die Organe nicht vielleicht auch dem Geschmackssinn dienen. Daß an den Tastern Geschmacksorgane ihren Sitz haben müssen, hat Nagel durch seine Resektionsversuche zweifellos bewiesen. Er will aber diese Funktion den hohlen Grubenkegeln überlassen, die sich auch an den Tastern finden (Fig. 77 u. 79 *hgk*). Deren Zahl ist dort aber sehr gering, und nachdem wir in den größeren Zapfen Organe kennen lernten, deren schlanke Hohlkegel, wie wir gleich sehen werden, im Bauplan mit den hohlen Grubenkegeln prinzipiell übereinstimmen, dürfen wir diesen Organen wohl Geruchs- oder Geschmacksfunktion zuschreiben. Dann erscheint es uns auch verständlicher, daß die Antennen, an denen bedeutend mehr hohle Grubenkegel stehen als an den Tastern, in viel geringerem Grade, ja fast gar nicht auf chemische Einflüsse reagieren, während die Taster dies in bedeutenderem Maße tun. Durch die exponierte Stellung der größeren Zäpfchen an den Tastern wird eine leichtere Erregung durch chemische Substanzen gewährleistet und eine feinere Reizbarkeit gesichert.

In den massiven Kegeln der kleineren Organe werden wir dagegen feine Tastorgane zu sehen haben. Ihr komplizierter Bau und ihre geringe Größe sichern eine empfindlichere Tastfunktion, als sie ein Sinneshaar oder eine Sinnesborste besitzen kann.

Wegen des Unterschiedes im Bau und in der Funktion lassen sich die beiden Organformen nun nicht länger unter dem gemeinsamen, von Nagel geschaffenen Namen zusammenfassen. Für die kleineren Tastorgane können wir die sehr gute Bezeichnung »Tastzäpfchen« beibehalten. Die größeren dagegen müssen wir ihnen, wenn wir eine analoge Bezeichnung wählen wollen, vielleicht als »Geschmackszäpfchen« gegenüberstellen.

Will man sich bezüglich dieser beiden Zäpfchenformen der Ansicht Berleses vom Aufbau der Hautsinnesorgane anschließen, so muß man gestehen, daß man sich einigermaßen in Verlegenheit sieht. Denn die kleinen Tastzäpfchen müßte man als Organe des Tastsinnes von den einfachen Protaesthesis herleiten, die dem Geschmack dienenden Geschmackszäpfchen dagegen von den zusammengesetzten. Nun zeigen beide Organformen in ihrer histologischen Zusammensetzung absolut gar keine Unterschiede. Weder in der Form, noch der Zahl, noch der Anordnung der Sinneszellen fanden sich irgendwelche Verschiedenheiten. Warum sollte man nun nach Berlese von den Sinneszellen der Tastzäpfchen annehmen, daß es trichogene Zellen sind, während die ganz ebenso gestalteten, entsprechenden Zellen der Geschmackszäpfchen z. T. als Drüsenzellen anzusprechen wären? Ein auf morphologische Tatsachen fußender Grund ist in diesem Fall nicht zu erkennen. Bei Betrachtung der Grubenkegel werden wir uns in eine ebensolche zweifelhafte Lage versetzt sehen wie hier bei diesen beiden Organformen.

5. Die Grubenkegel.

(*Sensilla coeloconica*, Schenk.)

Die zapfenförmigen Organe und auch die eben besprochenen Tast- und Geschmackszäpfchen mit ihren kegelförmigen Aufsätzen leiten uns zu der nächst komplizierten Organform, den Grubenkegeln, ohne weiteres über. Als Grubenkegel werden in der Literatur solche Organe bezeichnet, die eine kegelförmige Gestalt besitzen und in einer Grube des Körperchitins eingesenkt stehen. Man hat zwei Hauptformen dieser Grubenkegel zu unterscheiden, je nachdem der in der Grube stehende Kegel massiv oder hohl ist; man spricht danach von massiven und hohlen Grubenkegeln.

a. Die massiven Grubenkegel (dickwandige Kegel).

Die massiven Grubenkegel stellen die bei weitem primitivere Form dar. Von den grubenständigen Zapfen sind sie in ihrem Bau nicht wesentlich verschieden. Vielmehr unterscheiden sie sich von ihnen lediglich durch die Kegelform des percipierenden Apparates. Auch sind sie durch viele Übergangsformen mit den Zapfen verbunden, und es ist oft schwer zu entscheiden, ob man ein Organ noch den grubenständigen Zapfen oder schon den Kegeln zuzurechnen hat (vgl. z. B. Fig. 45 *szpf*, oben).

Die Kegel der Organe, die man zu den massiven Grubenkegeln zählt, sind entweder ganz massiv (Fig. 46 u. 47 *mgk*) oder zeigen in ihrer Mitte einen engen Kanal, der aber die Spitze des Kegels bei weitem nicht erreicht (Fig. 45 *gk*). Man würde sie deshalb vielleicht besser als »dickwandige Kegel« bezeichnen, wie Schenk die ebenständigen Kegel an Schmetterlingsfühlern auch nannte. Nagel bezeichnet sie als »kleine Grubenkegel«; diese Bezeichnung ist aber deshalb nicht sehr glücklich, weil an dem Lobus externus der ersten Maxillen zum Beispiel massive Kegel vorkommen (Fig. 46 *mgk*), die an Größe manchen hohlen Kegeln überlegen sind (vgl. z. B. Fig. 54 *hgk*). In Form und Größe sind die dickwandigen Kegel sehr mannigfaltig. Neben schlanken, ziemlich langen, beispielsweise an der Unterlippe (Fig. 45 *gk*) (Größe: 22 μ, maximaler Durchmesser: 10 μ) und dem Gaumenzapfen (Fig. 47 *mgk*) (Größe: 15 μ, Durchmesser: 6 μ) finden sich an dem kleinen Lobus externus der ersten Maxillen neben ebensolchen die schon erwähnten sehr kurzen, kompakten (Fig. 46 *mgk*, oben) (Größe: 7 μ, maximaler Durchmesser an der Basis: 6 μ).

Die Art, wie sie dem Körperchitin eingelenkt sind, ist bei allen im wesentlichen dieselbe. In das Lumen des Porenkanals ragt ein kleiner ringförmiger Vorsprung des Körperchitins. Diesem sitzt ein hohler, kegelstumpfförmiger Kragen (Fig. 45, 46 u. 47 *kr*) auf, dessen Chitin sich wie bei den entsprechenden Kragen vieler Zapfen stärker färbt als das des Kegels selbst. Dieser Kragen trägt dann den Kegel, der oft nur wenig aus der Grube hervorragt (Fig. 46). Die Einlenkung der Kegel mittels des kragenförmigen Aufsatzes gewährleistet eine gewisse Beweglichkeit, denn das Chitin des Kragens ist wie das der Gelenkhäute elastischer als das des übrigen Körpers. Diese Beweglichkeit schützt den Kegel naturgemäß vor zu leichtem Abbrechen oder Verletzungen durch Druck.

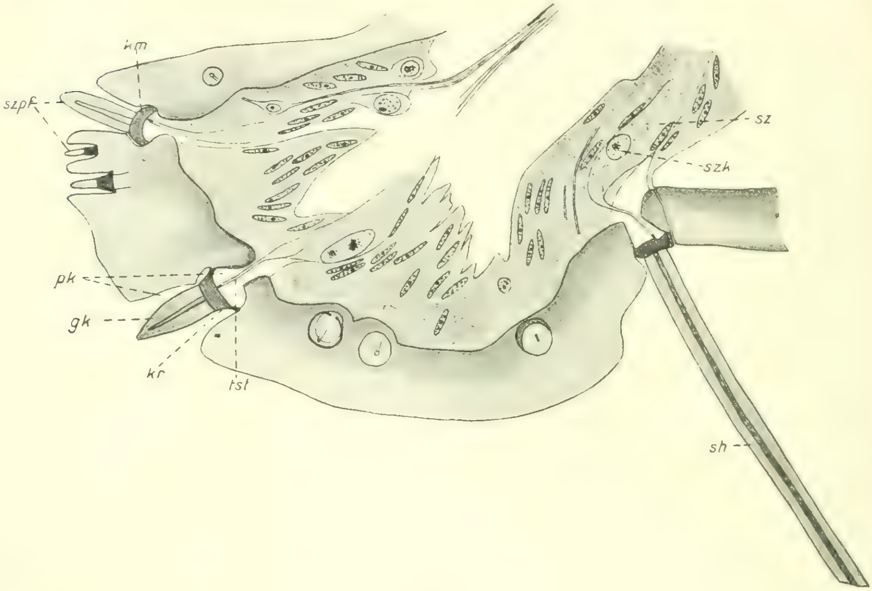


Fig. 45.

Sagittalschnitt durch die Unterlippe (median geführt). 470 : 1. *gk*, dickwandiger Grubenkegel; *sh*, Sinneshaar; *szpf*, Sinneszapfen. Weitere Abk. s. S. 113.

Die Form des Porenkanals ist bei den einzelnen Kegeln sehr verschieden. Im allgemeinen sind die Kanäle ziemlich eng. Ihr proximaler Teil ist cylindrisch und nur unterhalb des kragenförmigen Aufsatzes etwas erweitert (Fig. 45 *pk*). In dem distalen, jenseits der Ansatzstelle des Kragens gelegenen Teil erweitern sie sich auch etwas becherförmig zu der eigentlichen Grube. Von dem ringförmigen Vorsprung des Körperchitins abgesehen, dem der Kragen aufsitzt, finden sich meist keine besonderen Differenzierungen (Fig. 45 u. 47). Nur bei den sehr kompakten Kegeln des distalen Teils vom Lobus externus (Fig. 46 *mgk*, oben) zeigt der Porenkanal andere Verhältnisse. In seinem proximalen Teil tritt unterhalb der Ansatzstelle des Kragens noch eine ringförmige Einbuchtung oder Vorstülpung auf; der distale Teil ist nicht becherförmig erweitert, sondern im Gegenteil vasenartig verengt, so daß die Kegel hier ganz besonders eng in den Kanal eingeschlossen sind.

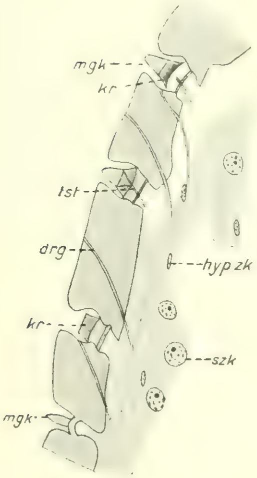


Fig. 46.

Längsschnitt durch massive Grubenkegel (*mgk*) am Lobus externus. 480 : 1.

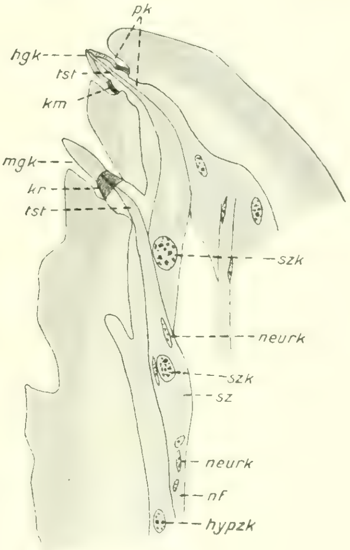


Fig. 47.

Längsschnitt durch massiven und hohlen Grubenkegel mit Sinneszellen vom Gaumenzapfen. 470 : 1.

drg, Drüsenausführungsgang; *hgk*, hohler Grubenkegel; *hypzk*, Hypodermiszellenkern; *km*, kuppelförmige Membran; *kr*, kragenförmige Membran; *mgk*, massiver Grubenkegel; *neurk*, Neurilemmkern; *nf*, Nervenfaser; *pk*, Porenkanal; *sz*, Sinneszelle; *szk*, Sinneszellenkern; *tst*, Terminalstrang.

Was die nervösen Verhältnisse betrifft, so zeigen sich hierbei auch gewisse Unterschiede an verschiedenen Formen. Überall finden wir einen ziemlich langen Terminalstrang (Fig. 45—47 *tst*) an die Kegel anschließen. Die Art und Weise, wie dieser an die Kegel ansetzt, ist aber verschieden. Meistens schließt er mit einer besonders differenzierten Spitze (Fig. 47), wie wir es schon bei manchen Haaren und Borsten sahen, an die Kegel selbst an. Wenn die Kegel einen feinen Kanal aufwiesen, schien er dagegen an den Kragen, der den Kegel trägt, anzusetzen (Fig. 45 *tst*). An den großen Kegeln des Lobus externus (Fig. 46) finden wir auch bezüglich des Terminalstranges besondere Verhältnisse. Wenn der sehr dünne Terminalstrang bis zur Höhe der Ansatzstelle des kegelstumpfartigen Kragens gelangt ist, scheint er sich mit einem Male trichterförmig zu erweitern und an die ganze Basis des Kegels anzusetzen. Bei der starken chitinartigen Modifizierung, die er wie alle Terminalstränge der massiven Kegel in seiner Endregion aufweist, kann man nicht deutlich erkennen, wo der Terminalstrang aufhört und der eigentliche Kegel anfängt. Vielleicht ist die trichterförmige Erweiterung noch ganz dem Kegel zuzurechnen.

In seinem proximalen Verlauf konnte ich den Terminalstrang nur an einem Kegel des Gaumenzapfens verfolgen (Fig. 47). Hier ging er anscheinend in eine einzige Sinneszelle (*sz*) über, deren heller Plasmaleib in seinem proximalen wie distalen Teil eine feine Streifung erkennen ließ. Der Sinneszellenkern (*szk*) zeigte einen allerdings nicht sehr deutlichen Nucleolus. Die ganze Zelle war von mehreren Kernen (*neurk*) begleitet, die dem Neurilemm anzugehören schienen. Da der Schnitt etwas dick geraten war, ließen sich feinere Einzelheiten nicht erkennen. An Schnitten durch den Lobus externus (vgl. Fig. 77 *le*) waren neben den sehr kleinen Hypodermiskernen (Fig. 46 *hypzk*) ebenfalls runde Sinneszellenkerne (*szk*) mit deutlichem Nucleolus zu sehen. Jedoch fehlte eine erkennbare Verbindung mit den Terminalsträngen (*tst*).

Daß die Funktion dieser Grubenkegel nur eine mechanische sein könne, wurde schon von NAGEL hervorgehoben. Eine Diffusionsmöglichkeit von Flüssigkeiten oder Gasen durch die Kegel hindurch bis zu den modifizierten Nervenendigungen muß selbst bei den Organen, die einen feinen centralen Kanal besitzen, schlechterdings ausgeschlossen erscheinen. Wir werden also in den massiven Grubenkegeln Tastorgane erblicken müssen, deren Empfindlichkeit je nach ihrem Bau und der Ansatzweise des Terminalstranges einen verschiedenen Grad besitzen wird.

b. Die hohlen Grubenkegel (dünnwandige Kegel).

Zu den hohlen Grubenkegeln führen uns jene größeren Geschmackszäpfchen hin, die einen hohlen Kegel tragen (Fig. 44 *gsz*). Nur sind jetzt die Kegel nicht auf einem besonderen Zapfen über die Oberfläche des Chitins erhoben, sondern vielmehr in das Körperchitin eingesenkt.

Größe und Form schwanken bei den hohlen Grubenkegeln ebenso sehr wie bei den massiven. Im Grundplan ist aber ihr Bau doch stets derselbe. Durch das an den kegeltragenden Stellen zuweilen verdickte Körperchitin (vgl. etwa Fig. 48) führt der Porenkanal (*pk*). Seine Gestalt ist mehr oder weniger cylindrisch. In verschiedener Höhe des Kanals erhebt sich dann eine kuppelartig gewölbte Chitinmembran (*km*). An ihrem Gipfel ist sie durchbohrt, und über der Durchbohrung erhebt sich, auf der Membran sitzend, der eigentliche Kegel (*hgk*). Dieser läßt, so verschieden auch seine Form sein mag, an seiner Spitze fast stets einen feinen Kanal deutlich erkennen, der von dem letzten, chitinartig umgewandelten Ende des Terminalstranges erfüllt ist — Verhältnisse, wie wir sie schon bei den Kegeln der Geschmackszapfen an den Tastern fanden.

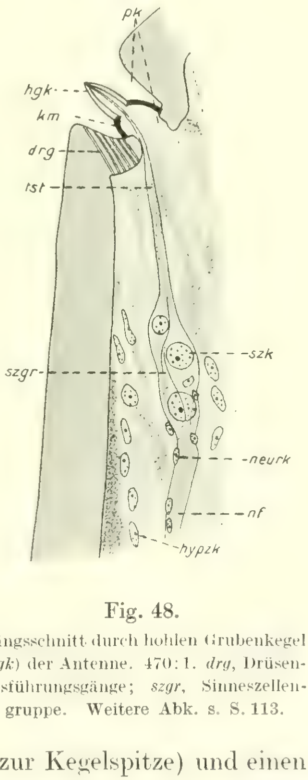


Fig. 48.

Längsschnitt durch hohlen Grubenkegel (*hgk*) der Antenne. 470:1. *drg*, Drüsenausführungsgänge; *szgr*, Sinneszellengruppe. Weitere Abk. s. S. 113.

Der stets so wiederkehrende Grundplan im chitinösen Aufbau der hohlen Grubenkegel findet nun an den einzelnen Organen der verschiedenen Körperregionen die mannigfachste Ausgestaltung. Was zunächst die Kegel selbst betrifft, so sind vor allem die Größenunterschiede in die Augen fallend. Die größten finden sich an den Antennen und Tastern (Fig. 48, ferner Fig. 72, 73, 77 u. 79 *hgk*); sie erreichen eine Größe von 14 μ (gemessen vom Gipfel der kugelförmigen Membran bis zur Kegelspitze) und einen maximalen Durchmesser von 8 μ. Schon Nagel gibt von ihnen eine kurze Beschreibung, die in allen Punkten, mit Ausnahme des Durchbohrtseins an der Spitze, mit den hier gewonnenen Befunden übereinstimmt. Sie laufen nicht so spitz zu wie manche, die sich an der Oberlippe finden (Fig. 49, 60 und 75 *hgk*). Deren Größe beträgt nur 10 μ, ihr Durchmesser 4 μ. Unter den noch viel zierlicheren Formen finden sich neben schlankeren an den Mandibeln (Fig. 51 u. 76 *hgk*) (Größe: 10 μ, Durchmesser: 5 μ), dem Palparium der ersten Maxillen (Fig. 50 u. 77 *hgk*) (Größe: 8 μ, Durchmesser: 6 μ) und dem Mesoscutellum des weiblichen Käfers (Fig. 52) (Größe: 10 μ) plumpere, an der Spitze mehr abgerundete Formen an den Gaumenplatten (Fig. 53 u. 74 *hgk*), den thoracalen Stigmen (Fig. 54, 93 u. 94 *hgk*) und den Coxen (Fig. 55).

Nagel bildet die Kegel der Gaumenplatten eigentümlicherweise sehr schlank und äußerst dünnwandig ab. Ich habe niemals so gebaute Kegel an dieser Stelle getroffen. Bezüglich des Porenkanals stimmen meine Befunde mit denen Nagels vollkommen überein.

Von den Kegeln der thoracalen Stigmen gibt W. Alt schon mehrere Bilder, von denen aber das eine, in dem er den Kegel über das Körperchitin wie auf einem Zapfen erhoben darstellt, mit den stets von mir an Schnitten und Totalpräparaten des ersten und zweiten Stigmas erhaltenen nicht ganz übereinstimmt. Der Kegel war nie so über die Oberfläche des Chitins der Gelenkhaut emporgehoben, wie Alt es in der einen Figur zeichnet, so daß man unwillkürlich an eine Ähnlichkeit mit den Geschmackszäpfchen denken muß. Vielmehr war er stets unter der Körperfläche eingesenkt. Manche Kegel am zweiten Thoracalstigma ragen allerdings etwas über die Umgebung hervor, dann ist aber stets das unmittelbar darum gelegene Chitin der Gelenkhaut mitgehoben, so daß die aus hartem, homogenen Chitin gebildete Wand des Porenkanals dennoch vollkommen vom weichen Körperchitin umschlossen bleibt (Fig. 94 *hgk*, oben). Sonst habe ich den Bau dieser Kegel ganz ebenso gefunden, wie Alt ihn darstellt.

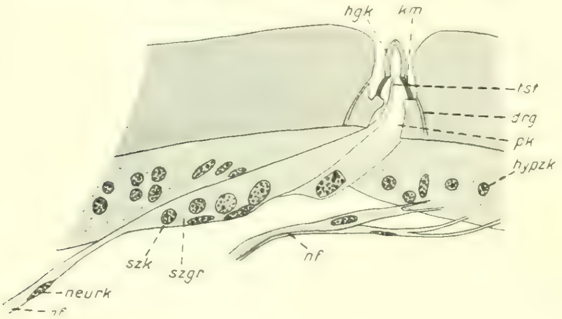


Fig. 49.

Längsschnitt durch hohlen Grubenkegel (*hgk*) mit Sinneszellengruppe (*szgr*) an der Dorsalseite der Oberlippe. 480 : 1. Weitere Abk. s. S. 113.

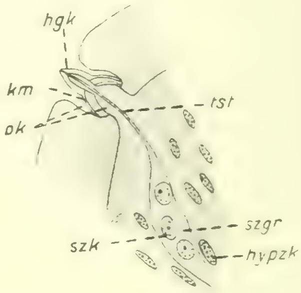


Fig. 50.

Längsschnitt durch hohlen Grubenkegel (*hgk*) und Sinneszellengruppe (*szgr*) am Palparium der ersten Maxillen. 590. : 1. Weitere Abk. s. S. 113.

Die Kegel der Thoracalstigmen sind zusammen mit denen des

Gaumens die kleinsten Formen, die überhaupt bei *Dytiscus* auftreten. Ihre Größe vom Gipfel der kuppelförmigen Membran bis zu der Kegelspitze beträgt nur 4 μ, ihr maximaler Durchmesser 3 μ.

Die kuppelförmigen Membranen, die den proximalen, nach außen abgeschlossenen Teil des Porenkanals von dem distalen, offenen trennen, haben meist die Form einer hohen Kuppel (Fig. 48—52, 54 u. 55 *km*). Bei den Kegeln der Gaumenplatten dagegen sind sie sehr flach (Fig. 53 *km*). Die Kuppeln sitzen dem Porenkanal in sehr verschiedener Höhe an. Dies hängt von der Dicke des Chitins an der Körperstelle ab, an der die Organe stehen, ferner aber auch von der Größe der Kegel und der Höhe der kuppelförmigen Membran. Denn alle Kegel ragen nur wenig aus dem Porenkanal hervor. So finden wir bei den großen Kegeln der Antennen (Fig. 48) die Membran ganz im proximalen Teil sich der Wand des Porenkanals anschließen. Ebenso ist es bei den Kegeln an der Oberseite der Oberlippe (Fig. 49). Je kleiner die Kegel werden, um so höher sehen wir bei gleicher Länge des Porenkanals die Membran sich im Porenkanal erheben (Fig. 51, 52, 54, 55, 53 *km*).

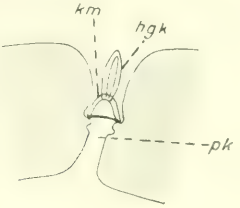


Fig. 51.

Längsschnitt durch schlanken hohlen Grubenkegel an der Mandibel. 590 : 1.

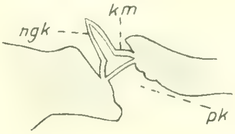


Fig. 52.

Längsschnitt durch schlanken hohlen Grubenkegel am Mesoscutellum des ♀. 590 : 1.

hgk, hohler Grubenkegel; *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal.

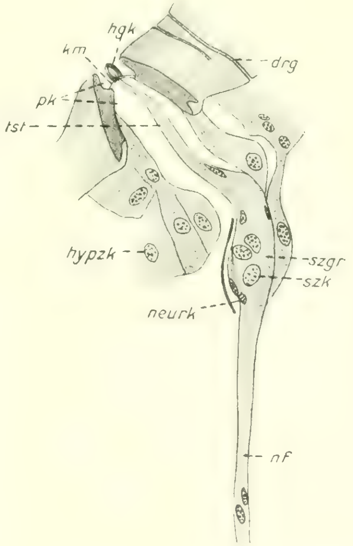


Fig. 53.

Längsschnitt durch hohlen Grubenkegel (*hgk*) und Sinneszellengruppe (*szgr*) der Gaumenplatte. 470 : 1. Weitere Abk. s. S. 113.

Was den Porenkanal selbst angeht, so ist er in seinem proximalen Teil unterhalb des Kuppelansatzes bei den Kegeln der Antenne (Fig. 48

pk) und des Palpariums der ersten Maxillen (Fig. 50 *pk*) fast cylindrisch, sonst aber im allgemeinen nach innen zu etwas erweitert. Er läßt dann in diesem Teil auch oft noch ringförmige Einstülpungen (Fig. 51 u. 54 *pk*) und Unregelmäßigkeiten, die wohl mehr durch Zufälligkeiten bedingt sind (Fig. 60 *pk*), erkennen. Sehr charakteristisch erscheint der Porenkanal der Hohlkegel am Gaumenwulst und in der Umgebung der thoracalen Stigmen (Fig. 53 u. 54 *pk*). Da das Chitin am Gaumen und in den Gelenkhäuten zwischen den Thoraxsegmenten, wo die thoracalen Stigmen sitzen, sehr weich ist, sind die Porenkanäle von einer Schicht harten Chitins eingefaßt. So wird auch hier, gerade wie bei manchen Borsten und Zapfen, den Organen die nötige Festigkeit und der nötige Schutz verliehen.

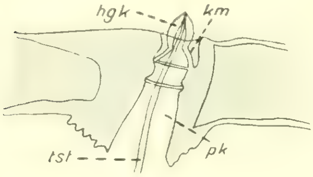


Fig. 54.

Optischer Längsschnitt durch hohlen Grubenkegel am ersten Thoracalstigma. 1000 : 1.

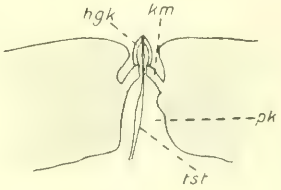


Fig. 55.

Längsschnitt durch hohlen Grubenkegel an der Coxa des mittleren Beinpaares. 590 : 1.

hgk, hohler Grubenkegel; *km*, kuppelförmige Membran; *pk*, Porenkanal, *tst*, Terminalstrang.

Proximaler und distaler Teil des Porenkanals sind, wie wir schon hörten, durch den Ansatz der kuppelförmigen Membran voneinander geschieden. Damit der Membran die Ansatzmöglichkeit geboten ist, findet sich an der Übergangsstelle des proximalen Teils des Porenkanals in den distalen ein ringförmiger Vorprung in den Kanal hinein (Fig. 51, 53—55 *pk*). Zuweilen vermittelt auch ein Absatz an der Wand die Befestigung der Kuppel. Der Absatz kommt wieder dadurch zustande, daß der proximale Teil des Porenkanals enger ist als der distale (Fig. 47—50 u. 52 *pk*).

In dem distalen Teil ist der Porenkanal ebenfalls mannigfaltig gestaltet. An den Kegeln der Antennen und der Mandibeln (Fig. 48 u. 51 *pk*) erweitert er sich würfelbecherartig nach außen, während er in den meisten Fällen, z. B. an den Kegeln der Oberlippe (Fig. 49 *pk*), der Gaumenplatten (Fig. 53 *pk*) und der thoracalen Gelenkhäute (Fig. 54 *pk*) sich in seinem distalen Teil mehr oder weniger verschmälert. In den distalen Teil des Porenkanals münden zuweilen Drüsenausführungsgänge, z. B. an manchen Kegeln der Dorsalseite der Oberlippe (Fig. 49 *drg*) und den Kegeln der Antennen (Fig. 48 *drg*).

Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die Drüsenausführungsgänge niemals durch den inneren abgeschlossenen Teil des Porenkanals verlaufen, wie Nagel es bei einem Kegel des Gaumenzapfens angibt. Vielmehr durchsetzen sie das Körperchitin außerhalb des proximalen Porenkanals in besonderen feinen Kanälen und münden erst in dessen äußeren geöffneten Teil. Eine Durchbohrung der kuppelförmigen Membran durch Drüsengänge findet also nie statt. Was Nagel in seiner Abbildung 14 als Drüsenausführungsgang anspricht, ist wohl nichts anderes als ein Abschnitt des modifizierten Terminalstranges.

So verschiedenartig die Ausgestaltung des chitinösen Apparates dieser Organe war, so übereinstimmend zeigten sich die nervösen Verhältnisse, soweit sie bei einzelnen der Organe zu ermitteln waren. Der Terminalstrang (*tst*), der, wie wir schon hörten, unter besonderer Modifizierung seiner Substanz meist in der Durchbohrung der Kegelspitze, diese vollkommen erfüllend, endet, verliert in seinem proximalen Verlauf allmählich seine hyaline Beschaffenheit und zeigt verschiedene Stärke (vgl. Fig. 47, 48, 49, 50 u. 53 *tst*). Nach einiger Zeit fasert er sich auf und läßt dann eine zarte Streifung erkennen. Die Sinneszellen liegen in Gruppen von dreien oder vieren meist hintereinander (Fig. 48, 49, 50 u. 53 *szgr*) und unterscheiden sich durch ihre rundlichen, wenig Chromatin, aber einen deutlichen Nucleolus enthaltenden Kerne (*szk*) von den meist länglichen Hypodermiskernen (*hypzk*). In Fig. 47 *hgk* ist im Schnitt durch den hohlen Grubenkegel des Gaumenzapfens nur ein Sinneszellenkern (*szk*) getroffen; wahrscheinlich sind aber auch hier mehr vorhanden. In Fig. 49 sind die Sinneszellenkerne (*szk*) teilweise nicht so deutlich von den Hypodermiskernen unterschieden, aber durch ihre Verbindung mit dem Terminalstrang als Kerne der Sinneszellen charakterisiert. Proximalwärts geht die Sinneszellengruppe stets in einen nervösen Fortsatz über (Fig. 48, 49 u. 53 *nf*), dessen Neurilemm die ganze Gruppe und ihren Terminalstrang begleitet (s. Fig. 48, 49 u. 53 *neurk*).

Bezüglich der Funktion der hohlen Grubenkegel hat Nagel, der die Organe schon an den Antennen (vgl. Fig. 72 u. 73 *hgk*), den Tastern (Fig. 77 u. 79 *hgk*) und dem Gaumen (Fig. 74 u. 80 *hgk*) von *Dytiscus* kannte, die Ansicht ausgesprochen, daß sie einem chemischen Sinn dienen möchten. Geruchs- und Geschmackssinn sind ja gerade bei dem im Wasser lebenden Käfer nicht streng zu unterscheiden; man spricht deshalb allgemeiner von dem chemischen Sinn. Die Resektionsversuche Nagels sprechen allerdings nicht gerade dafür, daß an den Antennen Organe des chemischen Sinnes ihren Sitz haben. Immerhin müssen wir annehmen, daß die dort gelegenen Kegel, die, vom Größenunterschied abgesehen, ganz ähnlichen Bau zeigen, wie die zweifellosen Geschmacks- oder Geruchsorgane der Taster und des Gaumens, auch dem chemischen Sinne dienen. Vielleicht ist infolge ihres gröberen Baues nur die Empfindlichkeit eine geringere.

Auch HAUSER, KRÄPELIN, RULAND, v. RATH, SCHENK und viele neuere Autoren erblicken in den hohlen Grubenkegeln und ähnlichen Sinnesorganen die typischen Organe des chemischen Sinnes der Arthropoden.

Nach BERLESE wären die massiven und dickwandigen Grubenkegel als Tastorgane von den einfachen, die hohlen, dünnwandigen Kegel als Geruchs- oder Geschmacksorgane dagegen von den zusammengesetzten Protaesthesis herzuleiten. Aber auch hier vermag man bezüglich der histologischen Zusammensetzung beider Formen keine prinzipiellen Unterschiede zu erkennen, und es müssen darum hier dieselben Zweifel und Bedenken auftauchen, wie sie schon bei den so kegelähnlichen Tast- und Geschmackszäpfchen geäußert wurden.

6. Die kelchförmigen Organe (NAGEL).

Die kelchförmigen Organe sind von NAGEL an den Antennen und Kiefertastern der Dytisciden zuerst näher untersucht worden, während sie schon im Jahre 1860 von J. BRAXTON HICKS gefunden und mit ähnlichen Organen an den Tastern anderer Insekten verglichen wurden. NAGEL hat auf ihre Beschreibung mehr Gewicht gelegt als auf die der anderen Sinnesorgane von Insekten; er hat sie auch schon an Schnitten studiert und ihnen auf Grund seiner Ermittlungen den Namen »kelchförmige Organe« gegeben. Wir müssen die Beschreibung, die NAGEL gibt, hier zitieren, um die Abweichungen, die die vorliegenden Untersuchungen ergaben, klarer zu erkennen.

NAGEL schreibt: »Aus dem Fühlerinnern verläuft senkrecht nach außen ein cylindrischer Porenkanal«, (vgl. Fig. 56 *pk*), »der zuweilen etwas konisch nach außen sich erweitert. Etwa auf drei Viertel der Dicke des Chitins, welches an diesen Stellen dicker als im Übrigen zu sein pflegt, verengt sich der Porenkanal plötzlich auf ein Fünftel bis ein Sechstel seines bisherigen Durchmessers, bleibt eine kurze Strecke so, um sich jetzt schalenförmig wieder zum ursprünglichen Durchmesser zu erweitern. Der ganze weite Kanal, wie auch der verengte Teil, enthält eine mit Hämatoxylin ziemlich schwach sich färbende Masse, in welcher ich zuweilen einen unscharf begrenzten Centralstrang« (vgl. Fig. 56 *tst*) »zu erkennen glaube. Nicht selten finden sich im Kanal auch einzelne stärker sich färbende, runde Kerne. Von dem Inhalt des eigentlichen Kelches ist nur eine den Boden bedeckende dünne Schicht mit Hämatoxylin färbbar. Der übrige Raum im Kelche wird bis zum Rande ausgefüllt von einem stark glänzenden, fast wasserhellen Körper,« (vgl. Fig. 56 *chpl*) »der nach innen zu keine scharfe Grenze erkennen läßt. Die verschiedensten von mir versuchten Färbemittel versagten an diesem Körper. Derselbe füllt den Kelch nach außen so an, daß er gerade im Niveau des umgebenden Chitins liegt. Von einer Grube ist hier also wohl nicht zu sprechen. Nur auf Schnitten findet man recht häufig den Kelchinhalt ausgefallen, den Kelch somit als leere Grube. An den Rändern, wo die Außenfläche des Fühlers in die Wand einer solchen Grube übergeht, finde ich nie Reste einer Verbindungsmembran zwischen Kelchinhalt und dem eigentlichen Fühlerchitin. Ich hebe dies hervor, weil dies einen Unterscheidungspunkt bildet zwischen den hier besprochenen Organen und den »Porenplatten« der Hymenopteren; bei diesen findet man auf Schnitten nicht selten die Verschlußplatte deckelartig aufgeklappt, wobei man deutlich erkennen kann, daß das Chitin der Platte in das des Fühlers direkt übergeht. Das möchte ich nach den Bildern, die ich bei *Dytiscus* sah, von diesen Organformen nicht behaupten.«

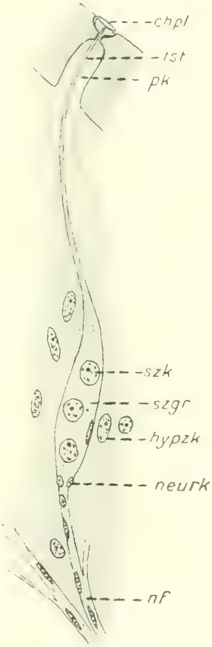


Fig. 56.

Längsschnitt durch kelchförmiges Organ und Sinneszellengruppe am Palpus maxillaris. 500 : 1. *chpl*, abschließende Chitinplatte; *szgr*, Sinneszellengruppe. Weitere Abk. s. S. 113.

Meine Untersuchungen an diesen außerordentlich kleinen Organen (der Durchmesser des kreisförmigen Querschnittes an der Ausmündung des Porenkanals schwankt zwischen 6 und 8 μ) führten in einigen Punkten zu anderen Ergebnissen. Was die Beschreibung des Porenkanals (Fig. 56 *pk*) angeht, so stimme ich darin mit Nagel ziemlich überein. Ergänzend ist nur hinzuzufügen, daß besonders bei jungen Käfern die Organe in der Länge oft bedeutend verkürzt erscheinen, was mit der geringeren Dicke des Körperchitins zusammenhängt (s. Fig. 57 *pk*). Der verengte Teil des Porenkanals ist oft auch bei weitem nicht in dem Maße verschmälert, wie es bei den Organen der erwachsenen Käfer zuweilen der Fall ist. Die Organe machen so im Vergleich zu den von Nagel abgebildeten, bei alten

Käfern auftretenden den Eindruck, als seien sie bei einer Verkürzung in der Längsrichtung noch etwas in die Breite gezogen.

Recht abweichend von den Nagelschen Befunden sind nun meine Resultate bezüglich des »fast wasserhellen Körpers« (Fig. 56—58 *chpl*), der den Kelch fast ganz erfüllen soll. Zunächst ist zu sagen, daß dieser Körper an alten Käfern mir niemals wasserhell und stark glänzend entgegengetreten ist, und ich bin erstaunt, auch in den Abbildungen, die Nagel selbst von diesen Organen gibt, jenen Körper gar nicht wasserhell und stark glänzend, sondern gelblich wie das Körperchitin dargestellt zu sehen. So habe auch ich ihn immer gefunden. An jungen Käfern, bei denen das Körperchitin noch nicht vollständig pigmentiert ist, war er allerdings wasserhell. Solche Käfer standen aber Nagel zu seinen Untersuchungen anscheinend nicht zur Verfügung. Der Körper zeigte also stets dieselbe Färbung wie das Körperchitin, und man darf deshalb wohl keinen Augenblick zögern, ihn als dem Körperchitin identisch anzusprechen. Was seine Form angeht, so habe ich ihn nie so dick gefunden, wie Nagel ihn zeichnet. Er besaß vielmehr im Medianschnitt stets die Gestalt einer wenig linsenförmig gewölbten Platte (Fig. 57 u. 58 *chpl*). Nach außen war die Wölbung stets sehr gering, nach innen erschien sie an ganz jungen Käfern ebenfalls sehr schwach (maximale Dicke der Platte etwa 2 μ), zeigte sich aber bei älteren oft etwas stärker, so daß die Platte etwa die Hälfte des ganzen Bechers erfüllte. Eine noch stärkere Verdickung ist mir nie begegnet.

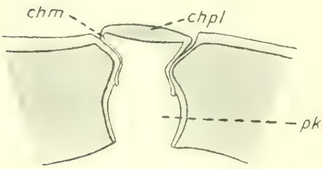


Fig. 57.

Längsschnitt durch unverletztes kelchförmiges Organ an der Antenne eines jungen Käfers. 1800 : 1.

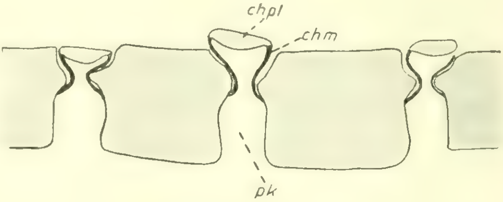


Fig. 58.

Längsschnitt durch drei kelchförmige Organe der Antenne eines jungen Käfers mit verlagerten abschließenden Chitinplatten. 1000 : 1.

chm, Chitinmembran; *chpl*, verschließende Chitinplatte; *pk*, Porenkanal.

Vor allem aber unterscheiden sich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über diesen Körper von denen Nagels darin, daß ich eine Verbindung der Chitinplatte mit dem Körperchitin deutlich nachweisen konnte. Wenn man (man kann diese Beobachtung besonders deutlich an den breiteren und kürzeren Organen der jungen Käfer machen) an einem längsgeschnittenen Organ die Chitinplatte genau in ihrer Medianlinie einstellt, so kann man deutlich sehen, wie sie sich an den beiden seitlichen Rändern unmittelbar in eine dünne Chitinmembran (Fig. 57 u. 58 *chm*) fortsetzt. Diese Chitinmembran biegt gleich oder nach einem sehr kurzen Verlauf in der Ebene der Platte nach dem Innern des Organes hin um und verläuft parallel zur Chitinwandung des eigentlichen Kelches, der sie sich mehr oder weniger dicht anschmiegt. Oft kann man sie nur noch als etwas hellere Kontur des Körperchitins erkennen. Wenn die Platte etwas aus ihrer natürlichen Lage verschoben ist, ist die Membran stets deutlich zu erkennen (Fig. 58 *chm*). Sie läßt sich durch den verengten Teil des Porenkanals bis in den inneren weiteren Teil verfolgen. Hier scheint sie sich manchmal ganz an ihrem Ende (im oberen Viertel des cylindrischen Teiles des Porenkanals) wieder vom Körperchitin etwas abzuheben und frei im Lumen des Porenkanals zu enden (Fig. 57). Dies ist aber nur in selteneren Fällen wahrzunehmen und beruht vielleicht auf einer optischen Täuschung, indem man die Kontur des Membranendes zu beiden Seiten des optischen Medianschnittes durchscheinen sieht. In den weitaus meisten Fällen und besonders an solchen Organen, deren Platten etwas aus der natürlichen Lage verschoben sind, sieht man das Ende der Membran etwa an der Stelle dem Körperchitin ansitzen, wo der innerste cylinderähnliche Teil des Porenkanals beginnt, schmaler zu werden, um in den engen Teil überzugehen (s. Fig. 58).

Ganz dieselben Beobachtungen machte ich auch bei den schlanker erscheinenden Organen älterer und erwachsener Käfer. Nur sind bei den letzten die Verhältnisse oft schwieriger zu erkennen, zunächst weil es nicht möglich ist, genügend dünne Schnitte durch die erhärteten Antennen oder Kiefertaster auszuführen, und dann auch, weil beim Schneiden die Organe sehr leicht verletzt werden. So fand ich auf manchen Schnitten durch die von kelchförmigen Organen bestandenen Sinnesfelder an keinem einzigen Organ mehr die verschließende Chitinplatte. Auch von der feinen Chitinmembran war dann oft nur noch wenig oder gar nichts mehr zu sehen. Sie war an den seitlichen Wänden des Kelches abgerissen und ihr Rest, wenn er an der Kelchwand fest anlag, nur schwer zu erkennen. Hätte man nicht gute Vergleichsbilder zur Hand gehabt, so wäre die Membran aus dem noch vorhandenen Rest nicht zu identifizieren gewesen. Der protoplasmatische Inhalt des Kelches lag dann immer frei (s. Fig. 59), ja er war zuweilen auch noch aus dem Kelch herausgerissen und zeigte sich von den Seiten her etwas zusammengedrückt, so daß er ein linsenförmiges Aussehen gewann. Weil er dann ziemlich genau die Form hatte, die Nagel dem wasserhellen Körper in seinen Abbildungen gibt, konnte ich mich zuweilen des Gedankens nicht erwehren, daß Nagel den hellen protoplasmatischen Kelchinhalt für den wasserhellen Körper angesehen haben könnte, nachdem auch an seinen Schnitten die wirklich abschließende Platte vernichtet war.

Nagel deutet übrigens in seinen Abbildungen dicht an dem Chitin des Bechers eine hellere Kontur an, die vielleicht einen Teil der verletzten und deshalb von ihm nicht richtig erkannten verbindenden Membran darstellt. In Fig. 59 habe ich von einem beschädigten Organ ein in dieser Hinsicht ganz ähnliches Bild gegeben. Wenn aber auf Schnitten durch erwachsene Käfer ein Organ unbeschädigt geblieben war, so konnte ich ganz dieselben Verhältnisse wie bei den leichter zu untersuchenden jungen Käfern ermitteln (Fig. 56).

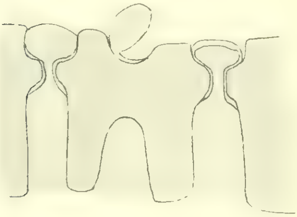


Fig. 59.

Längsschnitt durch beschädigte kelchförmige Organe eines alten Käfers. 860:1.

Man darf also nunmehr eine so scharfe Trennung zwischen den kelchförmigen Organen und den Porenplatten, wie sie Nagel in dem zitierten Abschnitt vornimmt, nicht mehr beibehalten. Denn der Bau beider Arten von Sinnesorganen ist im Prinzip der gleiche. In der Form des Chitinapparates und auch in der Art der Einlenkung der Platte sind die kelchförmigen Organe freilich wesentlich komplizierter als die Porenplatten der Hymenopteren, und deshalb wird es sich doch empfehlen, die besondere, sehr treffende Bezeichnung »kelchförmige Organe« weiterhin beizubehalten.

Es ist dieser Fall übrigens nicht der einzige für das Auftreten von Porenplatten bei Coleopteren. v. Rath hat vielmehr schon bei *Cetonia aurata* und *Melolontha vulgaris* das Vorkommen von Porenplatten beschrieben. Die von *Cetonia* sehen nach den Abbildungen von v. Rath äußerlich denen von *Dytiscus* etwas ähnlich, vor allem dadurch, daß sie wie diese in der Ebene des Körperchitins liegen; dagegen scheint die Verbindung mit dem Körperchitin auch unmittelbar in dieser Ebene durch eine schmale, ringförmige Membran zu erfolgen, also so einfach zu sein wie bei vielen Hymenopteren. Bei *Melolontha* fehlen die eigentlichen verschließenden Platten; es finden sich nur kuppelförmige, tief nach innen hinziehende Membranen. Diese sind den einlenkenden Membranen bei *Dytiscus* ähnlich. In ihrem sonstigen Bau sind die Organe aber sehr verschieden von den kelchförmigen, und NAGEL spricht sie wegen des Fehlens einer eigentlichen verschließenden Platte für kuppelförmige Organe an.

Das Vorhandensein der chitinösen Membran, die an der ganzen Peripherie der runden Platte ansetzt und nach innen zieht, so daß sie innerhalb des Bechers in ihrer Gesamtheit etwa die Gestalt einer am Pole geöffneten Halbkugel besitzt, ist auch theoretisch viel plausibler, als das von NAGEL beschriebene Fehlen derselben. Denn man ist, wie schon des öfteren erwähnt wurde, besonders seit den Untersuchungen v. RATHS im Jahre 1888 geneigt, alle Hautsinnesorgane der Arthropoden als modifizierte Haare aufzufassen, und wir können wie bei den Porenplatten der Hymenopteren nun auch an den kelchförmigen Organen die Verschlußplatte als das umgewandelte Haar und die chitinöse Membran als die Papille, der das Haar aufsaß, ansprechen.

Was den reizleitenden Apparat dieser Sinnesorgane angeht, so stimmen meine Ergebnisse mit den wenigen Andeutungen, die NAGEL über die histologischen Verhältnisse zu machen in der Lage war, in einem Punkte überein. Es betrifft dies den von NAGEL erkannten »unscharf begrenzten Centralstrang«, der den Porenkanal der Organe durchzieht. Der Porenkanal (Fig. 56 *pk*), zu dem auch der eigentliche Kelch zu rechnen ist, ist im allgemeinen von einer gleichartigen hellen Plasmamasse erfüllt, die den unter dem Kanal liegenden Hypodermiszellen, den trichogenen Zellen BERLESES, angehört, denn nach BERLESE haben wir die kelchförmigen Organe, da sie den Porenplatten identisch sind, von den zusammengesetzten Protaesthesis herzuleiten. Kerne, die NAGEL in dieser Plasmamasse gesehen hat, sind mir dort nie begegnet. Aus den Abbildungen, die NAGEL von den Organen gibt, darf man wohl auch schließen, daß das von ihm benutzte Material mangelhaft konserviert war, denn es scheinen nach den Bildern auch Vacuolen in dem Plasma des Porenkanals vorhanden zu sein, die tatsächlich fehlen. Als einzige Differenzierung in der vollkommen homogenen Plasmamasse tritt eben nur ein Centralstrang (Fig. 56 *tst*) auf, den man aber nicht nur unscharf begrenzt sieht, wie NAGEL angibt, sondern der, besonders nach Färbung der Schnitte mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, sich sehr scharf begrenzt zeigt. Er läßt sich durch den ganzen cylindrischen proximalen Teil und den verengten Teil des Porenkanals hindurch bis in die kelchförmige Erweiterung hinein verfolgen. Leider war er an den wenigen guten Präparaten, die seine Verfolgung bis in diesen Teil gestatteten, stets etwa in dem distalen Drittel des Kelches abgeschnitten. So habe ich nie ein Endknöpfchen oder einen anderen Endapparat gefunden. Auch an den Platten konnte ich nichts von einem Ansatz wahrnehmen. Immerhin will es mir aus Analogie mit anderen Sinnesorganen wahrscheinlich erscheinen, daß der Strang entweder mit einem besonderen Endapparat an die Platte ansetzt, oder sich an der Unterseite der Platte ausbreitet, wie dies v. Rath bei *Cetonia* abbildet.

Denn in dem Centralstrang haben wir den Terminalstrang der Sinneszellengruppe vor uns. Verfolgen wir ihn proximalwärts, so sehen wir ihn sich nach einer zuweilen sehr langen Strecke auffasern und in die Sinneszellen (Fig. 56 *szgr*), die Drüsenzellen Berleses, übergehen. Diese sind, da die Organe in gedrängten Feldern stehen, hintereinander gelagert und zwar in Gruppen von stets dreien. Die Kerne der Sinneszellen sind kugelrund und enthalten neben einem Nucleolus nur wenig Chromatin unregelmäßig zerstreut, so daß das charakteristische helle, bläschenförmige Aussehen der Sinneszellenkerne im allgemeinen an ihnen deutlich ausgeprägt ist. Die Neurilemmscheide, die die Sinneszellengruppe umschließt, zeigt sich deutlich an den Neurilemmkernen (Fig. 56 *neurk*), welche die Gruppen begleiten. Am proximalen Ende gehen die Sinneszellen in einen feinen Nervenast über, der sich bald mit den von benachbarten Sinneszellengruppen herkommenden Ästen zu einem stärkeren Nerven vereinigt (Fig. 56 *nf*).

Eine Erklärung der Funktion dieser Organe ist schwer zu geben. So viel scheint sicher zu sein, daß die kelchförmigen Organe ihrer ganzen Beschaffenheit nach nicht einem chemischen Sinn dienen können. v. Rath hält allerdings die Organe bei *Cetonia* und *Melolontha* allenfalls für Geruchsorgane, fügt aber hinzu, daß sie auch eine andere, unbekannte Funktion haben könnten. Die einmütige Ansicht aller neueren Autoren über die Funktion der Porenplatten geht jedoch dahin, in ihnen Organe eines mechanischen Sinnes zu sehen. Auch die Hicksschen Papillen, mit denen die kelchförmigen Organe noch eine gewisse Ähnlichkeit haben, sind von Weinland als Organe des mechanischen Sinnes (zur Wahrnehmung des Luftwiderstandes) angesprochen worden. Von den ebenfalls mit ihnen verwandten kuppelförmigen Organen werden wir Ähnliches zu sagen haben. Nagel, der die Möglichkeit einer Geruchsfunktion der kelchförmigen Organe während des Aufenthaltes der Käfer in der Luft für allenfalls diskutierbar hält, muß doch auf Grund seiner Resektionsversuche der Deutung als Organe des mechanischen Sinnes den Vorzug geben. Er fand, daß nach Entfernung der Antennen und letzten Tasterglieder, an denen die Organe auftreten (vgl. Fig. 72, 73 u. 77 *ko*), dem Käfer jede Orientierung in der Gleichgewichtslage unmöglich war. Wir müssen also annehmen, daß die Organe der Perception des Wasserwiderstandes und damit der Orientierung beim Schwimmen dienen. Gegen eine Geruchsfunktion der kelchförmigen Organe will mir auch schon die Tatsache sprechen, daß die Organe in ungeheuer großer Zahl (an den Antennen allein 4500 bis 5000) vorhanden sind, was wohl kaum der Fall wäre, wenn sie nur in der verhältnismäßig kurzen Zeit, die sich die Käfer in der Luft fliegend bewegen, in Funktion zu treten hätten. Infolge ihres massenhaften Auftretens an den Antennen stempeln sie diese Kopfanhänge in erster Linie zu Organen des mechanischen Sinnes (des Gleichgewichtssinnes).

7. Die kuppelförmigen Organe.

(Organes sensitifs à ombrelle, Janet; Sensilli campaniformi, Berlese; Gruben ohne Kegel, Nagel.)

Wohl die eigenartigsten und kompliziertesten Hautsinnesorgane, die sich bei *Dytiscus* finden, sind die kuppelförmigen oder glockenförmigen (vgl. z. B. Fig. 60). Sie weichen in ihrem Bau am weitesten von der primitiven Haarform ab; es fehlt jegliches Gebilde, das man mit dem Haar identifizieren könnte, sie bestehen nur aus einer gleichartigen Chitinkuppel.

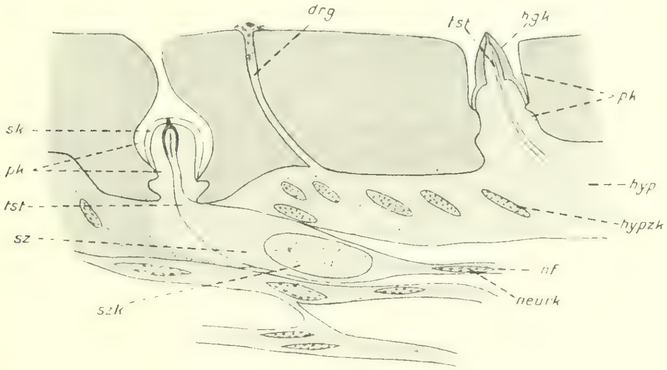


Fig. 60.

Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ (*sk*) mit Sinneszelle (*sz*) und hohlen Grubenkegel (*hgk*) an der Oberseite der Oberlippe. 690 : 1. Weitere Abk. s. S. 113.

Die erste genaue Beschreibung derartiger Organe hat wohl Janet, 1904, gegeben, der sie an Ameisen fand und ihnen den Namen »organes sensitifs à ombrelle« beilegte. Allerdings sind sie sicher mit den an den Dipterenschwingern auftretenden, von Hicks schon früher gefundenen Organen verwandt, die dann 1890 von WEINLAND sehr genau beschrieben wurden. BERLESE, 1909, gibt in einer Reihe von Schemata die allmähliche Differenzierung der von ihm »Sensilli campaniformi« genannten kuppelförmigen Organe, zu denen er die HICKSschen Papillen ohne weiteres rechnet, aus einem Teil der Cuticula wieder; er stellt sie von den einfachen Protaesthesis abstammend dar.

An *Dytiscus* sind diese Organe von NAGEL, 1894, schon an manchen Körperteilen beobachtet, aber in ihrem Bau nicht erkannt worden. Seine »Gruben ohne Kegel« und die anderen Gebilde, die er an den Tastern als »kugelige Ausstülpungen des Tasterinhaltes, der Weichteile, in die dicke Chitinwand hinein« bezeichnet, sind wohl nichts anderes als solche kuppelförmigen Organe. NAGEL erwähnt, daß sie bei der Larve von *Dytiscus* in regelmäßiger Anordnung und größerer Zahl vorhanden seien als am Käfer selbst. Ob diese Mitteilung richtig ist, muß ich dahingestellt sein lassen. Denn am Käfer hat NAGEL die meisten Organe übersehen. Sie kommen dort an sehr vielen Körperteilen und nicht nur an den Tastern, wie NAGEL angibt, zuweilen in beträchtlicher Zahl vor. An der Larve konnte ich die Organe leider nicht studieren, und ich kann deshalb nicht entscheiden, ob die Mitteilung NAGELS über das zahlreichere Vorkommen der Kuppeln an den Larven ihre Richtigkeit behält.

Der Grund, weshalb NAGEL die meisten kuppelförmigen Organe am erwachsenen Käfer übersehen hat, ist wohl in ihrer außerordentlichen Kleinheit und der verborgenen Lage im Körperchitin zu suchen. An dem Basalglied der Taster treten die größten, auch von NAGEL aufgefundenen auf (Fig. 65 u. Fig. 77 u. 79 *kpo*). Ebenso finden sich am Trochanter (Fig. 68 u. Fig. 95—98 *kpo*), wie HICKS schon für zahlreiche andere Insekten feststellte, ziemlich große Formen. Die übrigen sind zum Teil so klein und so in dem Körperchitin verborgen, daß man sie nur selten oder nie an einem Totalpräparat der einzelnen Skeletteile, sondern überhaupt nur auf Schnitten finden kann, z. B. manche Organe des Femur (Fig. 63).

Sämtliche kuppelförmigen Organe, die an den hier untersuchten Körperteilen von *Dytiscus* auftreten, haben das eine gemein, daß ihre Kuppeln alle tief in das umgebende Körperchitin eingesenkt sind. Sie gehören also sämtlich zu den von BERLESE als »Sensilli campaniformi endotili« bezeichneten Formen und unterscheiden sich dadurch von den entsprechenden Organen der Halteren, bei denen die Kuppeln über das Niveau des umgebenden Chitins emporgehoben sind (Sensilli campaniformi ectotili, BERLESE). Auch die von GUENTHER, FREILING und Vogel an den Schmetterlingsflügeln beschriebenen Kuppeln gehören diesem letzten Typus an.

So treten uns bei den kuppelförmigen Organen des Gelbrandes nicht sehr große Komplikationen des Körperchitins an den Stellen entgegen, die solche Organe einschließen. Wenn das Chitin des Körperteiles eine genügende Stärke besitzt, finden wir in ihm vom Porenkanal abgesehen keine Differenzierungen. Anders, wenn das Körperchitin im Vergleich zur Größe des Organs ziemlich dünn ist. Dann sehen wir es an der Stelle, die solche Organe trägt, bedeutend verdickt, so daß nach dem Körperinnern gewissermaßen ein kegelstumpfartiges Gebilde vorragt, das in seiner Mitte eine Durchbohrung, den Porenkanal des kuppelförmigen Organs, birgt (Fig. 60, 62 u. 63). Solche Bilder erhält man naturgemäß besonders häufig auf Schnitten durch ganz junge, eben geschlüpfte Käfer, bei denen das Körperchitin noch nicht an allen Stellen in seiner ganzen Stärke ausgebildet ist.

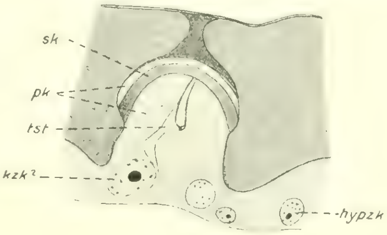


Fig. 61.

Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ des Lobus externus. 800 : 1.

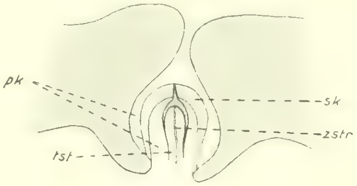


Fig. 62.

Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ mit stiftförmigem Körper am Femur. 1020 : 1.

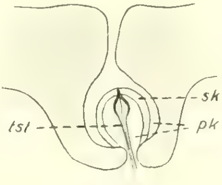


Fig. 63.

Längsschnitt durch kleines kuppelförmiges Organ mit stiftförmigem Körper am Femur. 1000 : 1.

hypzk, Hypodermiszellenkern; *kzk?*, Kappenzellkern?; *pk*, Porenkanal; *sk*, Sinneskuppel; *tst*, Terminalstrang; *zstr*, Centralstrang.

Der Porenkanal selbst hat in seinem innersten Teil zu allermeist eine cylindrische Form (Fig. 61 u. 65—69 *pk*). Die Länge dieses Teiles ist naturgemäß je nach der Dicke des Körperchitins und der Richtung, in der er dieses durchsetzt, verschieden. An Stellen, wo das Körperchitin sehr dick ist, wie z. B. in Fig. 67 am distalen Ende des zweiten Antennengliedes (vgl. auch Fig. 71 *kpo*), ist er sehr lang; wo dagegen das Körperchitin erst besonders verstärkt sein muß, um das Organ überhaupt tragen zu können, wie z. B. in den in Fig. 62 u. 63 dargestellten Schnitten durch einen ganz jungen Femur, ist der innere

Teil des Porenkanals *pk* nur äußerst kurz und erscheint darum auch nicht mehr cylindrisch.

Von dem äußeren, distalen Teil wird er in allen Fällen durch die eigentliche Sinneskuppel abgegrenzt, deren Bau wir später betrachten wollen. Im allgemeinen besitzt der distale Teil des Porenkanals die Form einer langhalsigen Vase oder eines Kochkolbens (Fig. 60, 62 u. 63 *pk*). Der Hals der Vase kann außerordentlich eng sein; an dem in Fig. 60 dargestellten Organ der Oberlippe beträgt der Durchmesser an der engsten Stelle 2 μ, an den in Fig. 62 und 63 abgebildeten des Femur nur 1,5 bzw. 1 μ. Am Grunde ist der distale Teil mit seiner kolbigen Auftreibung gegen den proximalen Teil mehr oder weniger erweitert, so daß ein Absatz zustande kommt, dem die Kuppel aufsitzt. Zuweilen wird der Kuppelansatz durch Ausbildung besonderer ringförmiger Vorsprünge am distalen Ende des proximalen Porenkanals ermöglicht, wie z. B. bei den in Fig. 66, 67 und 68 dargestellten Organen der Coxa, bzw. der Antenne und des Trochanter.

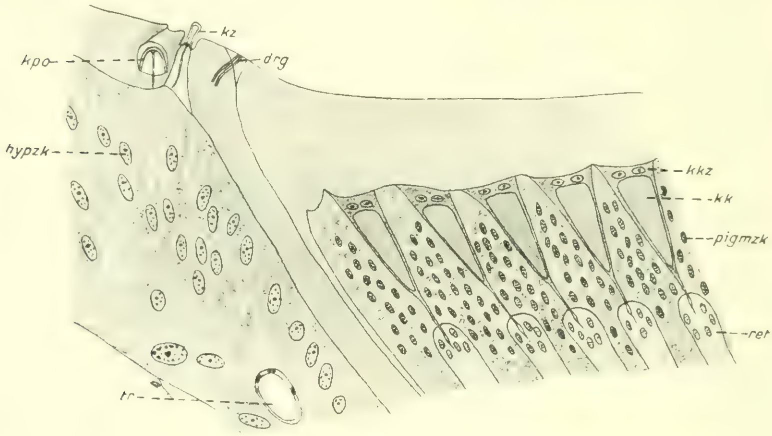


Fig. 64.

Querschnitt durch die Augenregion des Epicranium. 345 : 1. *kk*, Kristallkegel; *kpo*, kuppelförmiges Organ; *kz*, keulenförmiger Zapfen. Weitere Abk. s. S. 113.

Es war mir nicht möglich, bei allen Organen zu ermitteln, ob der äußere Teil des Porenkanals stets mit der Außenwelt in unmittelbarem Zusammenhang steht. In den meisten Fällen (vgl. Fig. 60—64) war der Zusammenhang ohne weiteres an ein und demselben Schnitt zu erkennen. Bei dem in Fig. 67 dargestellten Organ an der Antenne und dem in Fig. 66 abgebildeten der Coxa ließ er sich in der Schnittserie nachweisen. An den Organen des Trochanter (Fig. 68) zeigte sich eine Verbindung zwischen dem distalen Porenkanal und der Außenwelt in ganz besonderer Weise. Hier ist der distale Teil des Porenkanals für sich noch einmal durch eine Kuppel aus starkem Chitin (*chk*) abgeschlossen. Aber auch hier ist der Abschluß nicht vollständig. Es finden sich vielmehr, wie man aus der Abbildung 68 leicht erkennt, feine, sehr enge Kanäle (*k*), die durch die dicke Chitinkuppel peripher hindurchziehen und so eine Vermittlung zwischen dem distalen Teil des Porenkanals und der Außenwelt besorgen.

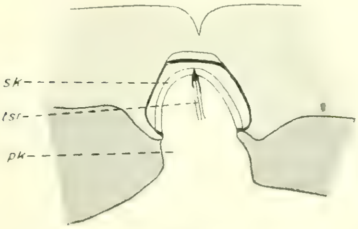
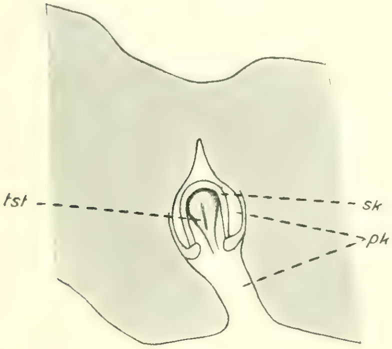


Fig. 65.
Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ am Unterlippentaster. 690 : 1.



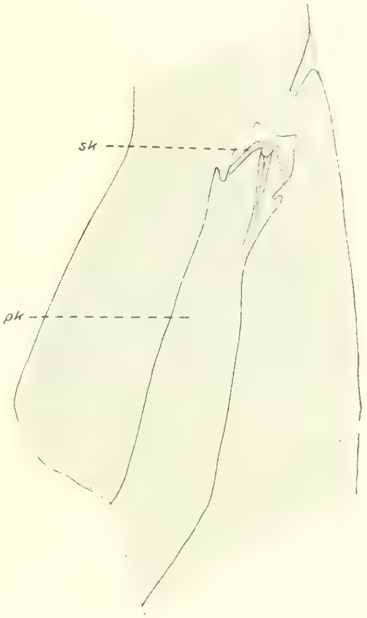


Fig. 66.
Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ der Coxa des mittleren Beines. 590 : 1.

Fig. 67.
Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ am Pedicellus. 815 : 1.

pk, Porenkanal; *sk*, Sinneskuppel; *tst*, Terminalstrang.

Die starke äußere Chitinkuppel scheint also nur ein Schutzorgan für die eigentliche, hier sehr dünne Sinneskuppel zu sein. Janet hat 1904 von Organen an den Mandibeln der Ameisen ebensolche Beobachtungen mitgeteilt. Die Auffassung, daß die äußere Kuppel allein Schutzorgan und als solches eine Differenzierung des Porenkanals ist, wird noch plausibler erscheinen, wenn man die Art und Weise betrachtet, wie die äußere dicke Kuppel an der Wand des Porenkanals befestigt ist. Eine gelenkige Verbindung fehlt vollkommen, und wie bei der Stärke der Kuppel ohne gelenkige Verbindung eine Sinnesfunktion möglich sein sollte, ist schwer vorstellbar. Andererseits ist es verständlich, daß die darunter gelegenen ganz besonders dünnen Kuppeln durch die äußeren geschützt werden sollen. Wir werden somit in der äußeren Kuppel nur einen Schutzapparat der darunter gelegenen percipierenden Sinneskuppel zu erblicken haben.

An den Organen der Mandibel (Fig. 69) scheinen die Verhältnisse ebenso zu liegen, wenn auch hier die durch die dicke Kuppel hindurchziehenden Kanäle nicht deutlich wahrnehmbar waren. Wenn man sich an die mechanische Wirksamkeit der Mandibeln erinnert, so muß hier ein Schutz der Sinneskuppel ganz besonders angebracht erscheinen.

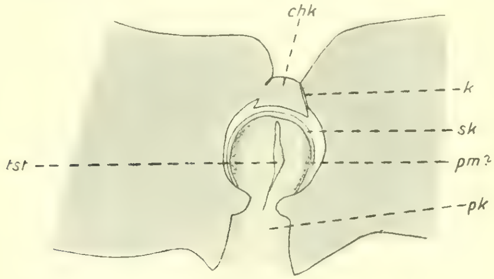


Fig. 68.

Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ am Trochanter. 590 : 1.

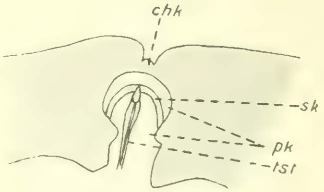


Fig. 69.

Längsschnitt durch kuppelförmiges Organ an der Mandibel. 860 : 1.

chk, Chitinkuppel; *k*, Kanal; *pk*, Porenkanal; *pm*?, Polstermasse?; *sk*, Sinneskuppel; *tst*, Terminalstrang.

An dem in Fig. 65 dargestellten Schnitt durch ein kuppelförmiges Organ des Unterlippentasters scheint eine Verbindung des distalen Teiles des Porenkanals mit der Außenwelt zu fehlen. Aber man sieht doch dem distalen Teil von außen eine Einstülpung in das Körperchitin entgegenkommen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese, wenn auch nur in einem sehr feinen Kanal, mit dem Porenkanal in Verbindung tritt, zumal bei den analogen Organen des Maxillartasters und des Lobus externus (Fig. 61) eine Verbindung besteht. Jedenfalls ist sie in dem Schnitt nur nicht getroffen.

Was nun die eigentliche Sinneskuppel allgemein angeht, so sitzt sie, wie schon erwähnt, jenem Vorsprung des Porenkanals auf, den dessen proximaler Teil an seinem Ende gegen den distalen bildet (vgl. Fig. 65). Die Form der Kuppel ist wie ihre Stärke bei den einzelnen Organen verschieden. Am Lobus externus (Fig. 61 *sk*) besitzen die

Kuppeln bei ziemlich geringer Höhe (9 μ) und Halbkugelform eine gleichmäßig starke, verhältnismäßig dicke Wandung (2 μ). Am Femur dagegen zeigen sie neben größerer Höhe (in Fig. 62: 15 μ; Fig. 63: 9 μ) und nahezu vollkommener Kugelform am Grunde eine Verjüngung der am Gipfel auch noch ziemlich starken Wandung (Fig. 62 u. 63 *sk*). Die Verjüngung gewährleistet eine gewisse Beweglichkeit der ganzen Kuppel. — Äußerst fein in ihrem ganzen Verlauf ist die Wandung der Kuppeln des Trochanters (Fig. 68 *sk*), die deswegen durch eine besondere, darüber gewölbte stärkere Chitinkuppel (*chk*) geschützt sind. An den Mandibeln ist die Kuppel (Fig. 69 *sk*) nicht so sehr dünn; hier dürfte die äußere Schutzkuppel vor allem wegen der Funktion der Mandibeln angebracht sein.

Janet, Berlese und Vogel beschreiben an den von ihnen untersuchten Organen besondere Vorrichtungen zur Aussteifung und Stütze der zarten Kuppeln. Sie bezeichnen sie als »pezzo semilunare« (Berlese) oder »Polstermasse« (Vogel). Ich habe an meinen Präparaten von solchen Vorrichtungen im allgemeinen nichts gesehen. Nur bei den sehr feinen Kuppeln des Trochanters fand sich unmittelbar unter der Kuppelwandung eine Schicht dunkler sich färbenden Plasmas (Fig. 68 *pm*?), das mit der von Vogel als Polstermasse bezeichneten Substanz übereinzustimmen scheint.

Von dem nervösen Apparat der kuppelförmigen Organe liegen von Guenther, Freiling und Vogel sehr genaue Beschreibungen vor, die sich alle auf Schmetterlinge beziehen. Bei den an *Dytiscus* auftretenden Organen scheinen die Verhältnisse ganz ähnlich zu liegen. Allerdings erlaubten meine Präparate nicht eine so scharfe Scheidung zwischen Sinnes-, Hüll- und Kappenzelle, wie sie Vogel bei den Schmetterlingskuppeln aufstellte. In Fig. 60 ist ein Schnitt durch ein kuppelförmiges Organ der Oberlippe dargestellt, auf dem das Organ selbst, wie auch die große Sinneszelle (*sz*) gut getroffen ist. Von der bemerkenswerten Größe der Sinneszellen und ihrer Kerne berichten alle Autoren, die kuppelförmige Organe untersucht haben. Schon Janet weist darauf hin, daß der Kern der Sinneszelle sehr umfangreich und kugelförmig oder oval gestaltet ist. In dieser letzten Form tritt er auch in der Abbildung 60 entgegen (*szk*). Infolge des geringen Chromatingehaltes hat er trotz seiner bedeutenden Größe das typische Aussehen eines Sinneszellenkernes. Die Sinneszelle geht proximalwärts in einen nervösen von Neurilemmkernen begleiteten Fortsatz über.

Weit bemerkenswerter sind die Verhältnisse am distalen Teil. Dort finden wir nämlich die Sinneszelle in einen je nach den Lageverhältnissen längeren oder kürzeren Terminalstrang (Fig. 60 *tst*) auslaufen und diesen mit einer besonderen, hoch komplizierten, stiftchenförmigen Endigung an die Sinneskuppel anschließen. Kurz vor seinem distalen Ende erweitert sich der Terminalstrang etwas keulenförmig, um dann in eine Spitze auszulaufen, mit der er in die Wandung am Pol der Kuppel eindringt. (Vergleiche hierzu die Fig. 60, 62, 63, 65, 66, 69, bei denen die Terminalstränge *tst* median getroffen sind! In Fig. 61 und 68 sind sie abgeschnitten, vielleicht auch etwas geschrumpft, woher ihre unregelmäßige Form rührt.) In der Mitte der keulenförmigen Erweiterung erkennt man an den median geschnittenen Organen einen feinen centralen Strang (vgl. Fig. 62 *zstr*). Dieser entspricht, analog dem an manchen Sinneshaaren (vgl. Fig. 9 *zstr*) auftretenden, jedenfalls dem eigentlichen Endteil des reizleitenden Apparates, während die Wandung des keulenförmigen Abschnittes, die in den Schnitten umgekehrt lyraförmig erscheint, von der den ganzen Terminalstrang wie die Sinneszelle umgebenden Hülle gebildet werden dürfte. Ob der centrale Strang in die Spitze eindringt, die mit der Kuppel in Verbindung tritt, und ob die keulenförmige Erweiterung eine Vacuole enthält, wie VOGEL es darstellt, vermochte ich nicht zu entscheiden. Rippenförmige Verdickungen, die an den Organen der Schmetterlingsflügel nach VOGEL von der Stiftkörperwand in das Innere des keulenförmigen Abschnittes vorspringen, habe ich bei *Dytiscus* nie gesehen.

Einer Erscheinung muß noch Erwähnung getan werden, die sich auf die Form der Endstiftchen bezieht. Beim Vergleich von Fig. 63 *tst* mit Fig. 66 *tst*, die Organe des Femur bzw. der Coxa darstellen, fällt der große Unterschied in der Dicke des Endapparates sofort in die Augen. In Fig. 66 füllt das Stiftchen fast den ganzen unter der Kuppel gelegenen Raum aus, während es in Fig. 63 nur einen kleinen Teil dieses Raumes einnimmt. Es rührt dies jedenfalls davon her, daß der Querschnitt durch ein Endstiftchen nicht immer kreisrund sondern zuweilen flach elliptisch ist. Im frontalen Längsschnitt würde man dann etwa die lange Achse der Ellipse treffen, also ein Bild bekommen, wie in Fig. 66, während dann im sagittalen Längsschnitt die kleine Achse der Ellipse getroffen würde, so daß das Endstiftchen sehr schmal erscheinen müßte, wie in Fig. 63. BERLESE beschreibt bei den »Sensilli endotili«, zu denen ja alle hier beschriebenen kuppelförmigen Organe gehören, ganz ebensolche Verhältnisse, obgleich er die eigentlichen Stiftkörperchen nicht zu kennen scheint. Er drückt dies aus, indem er sagt, daß der Sinnespol gewissermaßen bandförmig zusammengedrückt sei, so daß er im Querschnitt als dünne Faser, im Längsschnitt aber viel breiter erscheinen müsse. Natürlich kann dies nur bei einem frontalen Längsschnitt der Fall sein. Im sagittalen muß er ebenso schmal erscheinen wie im Querschnitt, und dieses Bild würde eben dem in Fig. 63 dargestellten entsprechen. Mangels günstiger Querschnitte habe ich diese an Längsschnitten gefundenen Verhältnisse leider nicht sicher bestätigen können.

Was die accessorischen Hüll- und Kappenzellen angeht, die Vogel beschreibt, so war bei *Dytiscus* darüber nichts Bestimmtes zu ermitteln. In Fig. 61 sieht man neben dem schlecht getroffenen Terminalstrang *tst* (der übrigens auf anderen Schnitten durch dieselben Organe entsprechende Verhältnisse erkennen ließ, wie wir sie als allgemein bestehend kennen lernten) einen größeren Kern (*kzk*?) liegen, der ziemlich wenig Chromatin, aber einen großen Nucleolus besitzt. Vielleicht entspricht er einem Kappenzellkern. Auf verschiedenen Präparaten erscheinen aber die in der Umgebung der Sinneszelle und des Terminalstranges gelegenen Kerne so verschieden, daß sich eine gesetzmäßige Übereinstimmung wie an den Schmetterlingsorganen nicht ermitteln ließ.

Über die mutmaßliche Funktion dieser interessanten Organe ist zu sagen, daß gleich große Schwierigkeiten hinsichtlich ihrer Deutung bestehen, wie bei den kelchförmigen Organen. Mit Sicherheit läßt sich auch hier nur sagen, daß es sich bei den kuppelförmigen Organen um Organe des mechanischen Sinnes handeln dürfte. Berlese beschreibt sie als: Organe von unbekannter Funktion. Von den kuppelförmigen Organen der Schmetterlingsflügel nahm Freiling an, daß sie die Tiere von dem herrschenden Luftdruck unterrichteten, während Vogel in ihnen, analog den Organen der Dipterenschwinger, Organe sehen will, die für den Flug von Bedeutung sind. So viel darf man jedenfalls annehmen, daß die kuppelförmigen Organe zur Druckwahrnehmung dienen. Bei *Dytiscus* sind ja solche während des Schwimmens und Fliegens sicher von großer Bedeutung, und wir mußten schon den kelchförmigen Organen eine ähnliche Funktion zusprechen. Die kuppelförmigen Organe werden jedenfalls wegen ihres zarteren Baues empfindlicher sein als die kelchförmigen, zumal wenn die Kuppel von nicht so großer Stärke ist. Darum dienen sie vielleicht mehr zu Druckwahrnehmungen beim Fliegen, während die weniger empfindlichen kelchförmigen zur Perception des größeren Wasserwiderstandes beim Schwimmen ausreichen.

Die Vermutung, daß die kuppelförmigen Organe vielleicht dem Gehör dienen möchten, wie sie auch gelegentlich ausgesprochen wurde, scheint wenig stichhaltig zu sein. Wenn man die Kuppeln mit den

Chordotonalorganen, die noch viel feineren Bau zeigen und wohl sicher die Gehörorgane der Insekten darstellen, vergleicht, kann man nicht glauben, daß die immerhin noch verhältnismäßig plumpen kuppelförmigen Organe diesem feinen Sinne dienen sollten.

C. Verbreitung der Hautsinnesorgane am Körper.

1. Die Hautsinnesorgane des Kopfes.

An dem Kopf eines Insektes hat man eine Schädelkapsel (Cranium) von den Kopfanhängen zu unterscheiden. Das Cranium besteht aus mehreren Skeletplatten, die aber nicht mehr auf die Metamerie des Kopfes zu schließen gestatten. Von den paarigen Anhängen dagegen weisen noch verschiedene auf die in der Entwicklung vollzogene Verschmelzung mehrerer Segmente zu dem am Imago einheitlich erscheinenden Kopf hin. Cranium sowohl als Anhänge sind bei *Dytiscus* reich von Sinnesorganen besetzt.

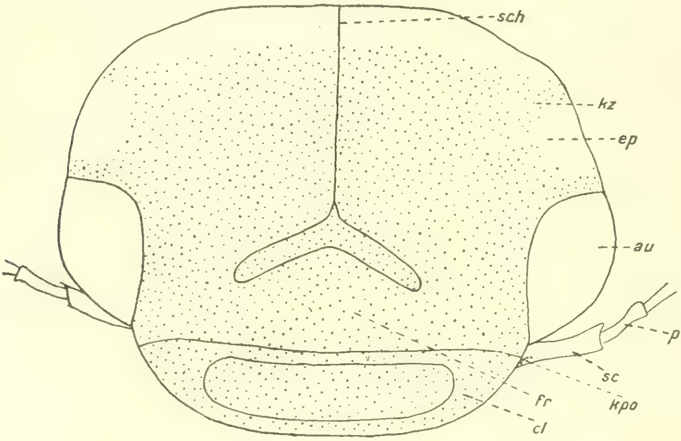


Fig. 70.

Kopf von oben gesehen. Antennen abgeschnitten; Oberlippe abpräpariert. 13 : 1. *au*, Auge; *kz*, keulenförmige Zapfen. Weitere Abk. s. S. 113.

a. Die Hautsinnesorgane des Cranium.

Das Cranium läßt nach Euscher fünf Partien deutlich unterscheiden: die Stirn (Frons) (Fig. 70 *fr*), das Kopfschild (Clypeus) (Fig. 70 *cl*), die Oberlippe (Labrum) (Fig. 74 *l*), das Epicranium (Fig. 70 *ep*) und die Kehle (Gula) (Fig. 79 *gu*).

Stirn, Kopfschild und die dorsale Seite des Epicranium verhalten sich hinsichtlich der Verteilung der Hautsinnesorgane recht übereinstimmend. Sie sind dicht von keulenförmigen Zäpfchen (Fig. 70 *kz*) besetzt, die in kleinen Chitingruben eingesenkt stehen (vgl. Fig. 64 *kz*). An dem Epicranium wird nach den Seiten des Kopfes und dem Nacken hin die Zahl der Zäpfchen kleiner und kleiner, und schließlich hört die Besetzung mit diesen Organen ganz auf. Nur um die Augen setzen sie sich in einer schmalen Reihe bis zur ventralen Seite fort, aber nur so weit wie die Augen selbst sich zur ventralen Seite erstrecken.

So besteht ein Übergang zu den Verhältnissen, die wir an der Unterseite des Epicranium und der Gula (Fig. 79 *gu*) finden. Denn hier treten uns dieselben Organe nur noch an den dem Foramen occipitale (Fig. 79 *fo*) nächst gelegenen Teilen entgegen, und es zeigt sich auch hier die Tendenz der Abnahme an Zahl, je weiter man sich der Mittellinie der Ventralseite nähert. Dagegen treten nahe an der Grenze der Gula gegen die Unterlippe einige Haare (*sh*) auf, die gelenkig mit dem Körperchitin verbunden sind und zuweilen bei der Herstellung von Totalpräparaten herausbrechen, wie dies auch in Fig. 79 zu sehen ist.

Auch auf dem dorsalen Teil des Epicranium treten einzelne Haare und Borsten auf, die aber unter der Menge der keulenförmigen Zäpfchen verschwinden. In sehr geringer Zahl finden sich ferner am Epicranium, tief in das Chitin eingelagert, winzig kleine kuppelförmige Organe (s. Fig. 64 *kpo*); sie scharen sich vorzugsweise um den dorsalen Rand der Augen. Ihre geringe Größe läßt sich ermessen, wenn man sie mit den Schnittbildern der Kristallkegel (*kk*), die in dem durch Fig. 64 dargestellten Schnitt mitgetroffen sind, vergleicht.

Bedeutend komplizierter liegen die Verhältnisse an der Oberlippe, jener schmalen Platte, die als Falte vom Kopfschild, mit dem sie beweglich verbunden ist, nach vorn vorspringt und die Mundöffnung von oben her überdeckt. Deshalb dürfte es günstig sein, ihre mannigfaltigen Hautsinnesorgane in Verbindung mit denen der Mundwerkzeuge zu betrachten.

Die Schädelkapsel ist also nur mit Organen des mechanischen Sinnes ausgestattet. Die Borsten, Haare und keulenförmigen Zapfen dürften dem Tastsinn dienen, während die kuppelförmigen Organe vielleicht zur Druckwahrnehmung beim Schwimmen und Fliegen gebraucht werden.

b. Die Hautsinnesorgane der Kopfanhänge:

1. Der Antennen.

Von der Verteilung und dem Bau der Sinnesorgane an den Antennen gibt schon Nagel eine kurze Beschreibung. Ebenso aber, wie sich bei der Untersuchung der einzelnen Formen schon mancherlei Abweichungen von den Befunden Nagels zeigten, so stellten sich auch bezüglich der Verteilung der einzelnen Organe Resultate heraus, die gegen die von Nagel ermittelten in mancher Beziehung differieren. Vor allem sind die Ergebnisse, die Nagel erhielt, nicht vollständig.

Die Antenne von *Dytiscus* besteht aus elf Gliedern, von denen die beiden basal gelegenen, der Scapus (Fig. 70 *sc*) und Pedicellus (Fig. 71 *pe*), durch Größe und Form von den übrigen einander ähnlichen, keulenförmigen des Funiculus (Fig. 72) unterschieden sind. Das terminale Glied des Funiculus (Fig. 73) weicht von den übrigen acht Gliedern dieses Teiles auch ein klein wenig ab, was durch seine terminale Stellung bedingt ist.

Alle elf Glieder der Antenne tragen Sinnesorgane. Es läßt sich aber allgemein der Satz aufstellen, daß die Zahl der Sinnesorgane an den einzelnen Gliedern zunimmt, in dem Maße wie sie weiter von der Ansatzstelle der Antenne entfernt liegen. Und was wir so für die Antenne als Ganzes feststellen können, gilt auch für die einzelnen Glieder, wenigstens für die des Funiculus. Am distalen Ende eines jeden Funiculusgliedes finden sich die Sinnesorgane in sehr dichter Anordnung; je weiter man sich aber dem proximalen Ende nähert, um so mehr nimmt ihre Zahl ab. Man kann sagen, daß nur die obere Hälfte oder die oberen zwei Drittel eines Funiculusgliedes stark von Sinnesorganen besetzt sind, während der proximale Teil nur spärlich Sinnesorgane zeigt. Von dieser Regel müssen wir aber die beiden untersten Antennenglieder wie gesagt ausschließen.

Das Grundglied, der Scapus, trägt einzelne Haare (vgl. Fig. 1), die meist an der Streckseite des Gliedes angeordnet sind. Ganz am Grunde des Gliedes, dicht an der Beugeseite, stehen meist neun kuppelförmige Organe, von denen in Fig. 70 nur einige zu sehen sind (vgl. Fig. 70 *sc, kpo*). An der Fläche trägt das Glied mehrere massive Grubenkegel.

Das kleine Verbindungsglied, der Pedicellus (Fig. 71), zeigt eine noch reichere Ausstattung mit Sinnesorganen. Neben wenigen, meist sehr schlanken Haaren (Fig. 71 *sh*) finden sich, unregelmäßig über die ganze Oberfläche des Gliedes verteilt, kleine, massive Grubenkegel (Fig. 71 *mgk*). Sehr charakteristisch für das Glied sind zwei Felder starrer Sinnesborsten (Fig. 71 u. Fig. 12 *sb*). Sie sind am Grunde des Gliedes gelegen, so tief, daß sie noch innerhalb der muldenförmigen Höhlung stehen, die das unterste Glied bildet, indem es sich an der Streckseite weit über die Ansatzstelle des zweiten Gliedes erhebt und dieses so ein Stück weit umschließt. Das eine Feld der Borsten ist nun genau um die Streckseite des zweiten Gliedes gelegen, wird also beim Strecken der Antenne in Funktion treten. Das andere dagegen liegt ventral und wird nötig sein, wenn die Antenne seitlich gebogen wird. In der distalen Hälfte des schon etwas keulenförmig gestalteten Gliedes tritt an der Beugeseite ein großer hohler Grubenkegel (Fig. 71 *hgk*) auf. Noch weiter distalwärts finden sich zwei der rätselhaften kuppelförmigen Organe, ein größeres an der Streckseite und ein kleineres an der Beugeseite (Fig. 71 *kpo* und Fig. 67). Endlich birgt dieses Glied noch das bei so vielen Insektengruppen von Child aufgefundene Johnstonesche Organ, das in der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Glied ansetzt und im Innern des zweiten Gliedes verläuft. Seine Beschreibung erfolgt von anderer Seite.

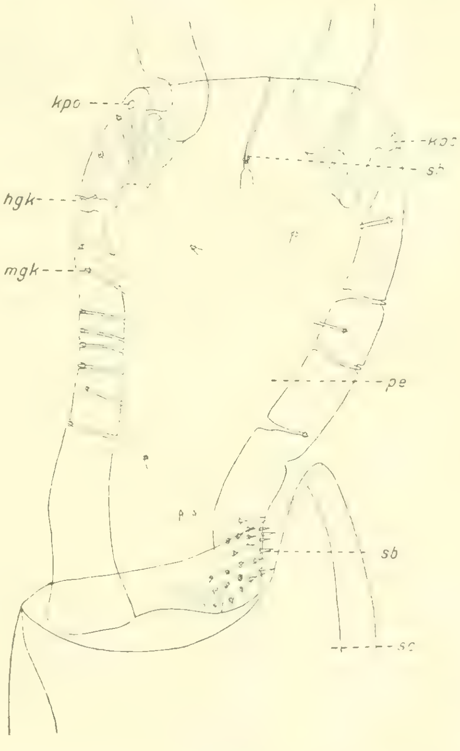


Fig. 71.

Pedicellus. 115 : 1. Am Grunde zwei Felder von Sinnesborsten (*sb*); distalwärts zwei kuppelförmige Organe (*kpo* und ein hohler Grubenkegel (*hgk*). Weitere Abk. s. S. 113.

Die neun Glieder des Funiculus (Fig. 72 und 73) lassen sich wegen ihrer großen Übereinstimmung in Form und Verteilung gut zusammen betrachten. Die untersten zeigen zuweilen noch einige Sinneshaare, die den oberen aber immer fehlen. Unregelmäßig verstreut über die ganze Oberfläche aller Glieder finden sich wieder kleine massive Grubenkegel (Fig. 72 u. 73 *mgk*).

Ihr charakteristisches Gepräge erhalten die Funiculusglieder aber durch das an allen vorhandene Sinnesfeld mit kelchförmigen Organen (Fig. 72 u. 73 *ko*). Die Sinnesfelder erstrecken sich an der Beugeseite der Glieder und zwar von deren distalem Ende, wo sie am dichtesten sind, bis etwa zur Mitte, wo die Zahl der Einzelelemente am geringsten wird. Die einzelnen Organe stehen dicht gedrängt, viel dichter als es

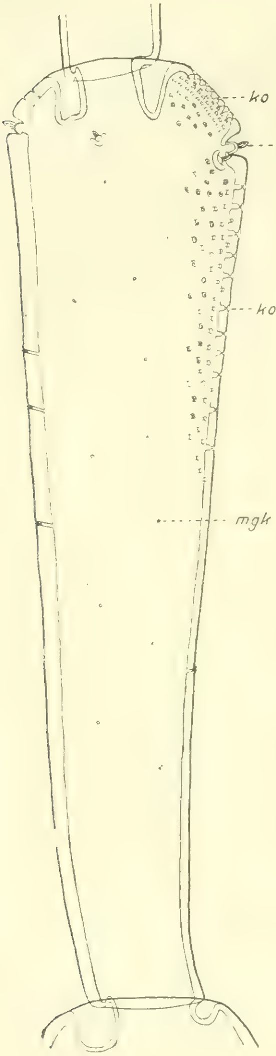


Fig. 72.

Mittleres Glied des Funiculus. 115 : 1. An der Beugeseite großes Feld von kelchförmigen Organen (*ko*); am breitesten distalen Teil hohle Grubenkegel (*hgk*). Weitere Abkürz. s. S. 113.

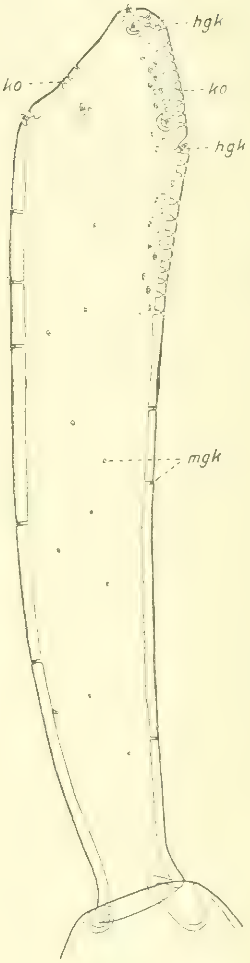


Fig. 73.

Endglied des Funiculus. 115 : 1. An der distalen Beugeseite Feld von kelchförmigen Organen (*ko*); am breitesten distalen Teil und an der Spitze hohle Grubenkegel (*hgk*). Weitere Abk. s. S. 113.

in den Übersichtsbildern der Deutlichkeit wegen nur angegeben werden konnte. Ihre Gesamtzahl an beiden Antennen zusammen wird schon von Nagel auf mehrere Tausend angegeben; schätzungsweise wird sie 4500—5000 betragen.

Sehr konstant in Zahl und Anordnung an allen Gliedern des Funiculus sind die großen hohlen Grubenkegel (Fig. 72 u. 73 *hgk* u. Fig. 48). Sie sind in dem distalen Teil jeden Gliedes auf der Ellipse angeordnet, die man sich an der Stelle um das keulenförmige Glied gelegt denken kann, an der die Keule ihren größten Durchmesser erreicht. Die Zahl der Kegel ist in den oberen Gliedern konstant 7 und schwankt bei den unteren bis zu 5. Das Terminalglied des Funiculus unterscheidet sich von den anderen dadurch, daß es außer diesen sieben auf der Ellipse des größten Keulendurchmessers stehenden Kegeln noch vier bis sechs weitere trägt, die dicht um die Spitze geschart sind.

An den Antennen finden sich also Organe des mechanischen und des chemischen Sinnes. Aber die des mechanischen Sinnes (vor allem die kelchförmigen Organe und massiven Grubenkegel) überwiegen so sehr die dem Geruch oder Geschmack dienenden hohlen Kegel, daß wir die Antennen wohl in erster Linie als Apparate des mechanischen Sinnes ansprechen dürfen. Die Versuche, die Nagel in dieser Richtung anstellte, bestätigen das Urteil am besten. Er vermochte, trotz des Vorhandenseins der hohlen Grubenkegel, überhaupt keine chemische Reizbarkeit der Antennen nachzuweisen. Daß aber diese Kegel dennoch einem chemischen Sinne dienen, muß man immerhin annehmen. Er tritt nur gegenüber dem mechanischen Sinn an den Antennen außerordentlich zurück.

Die reichere Ausstattung der distalen Antennenglieder mit Sinnesorganen ist wie die größere Anhäufung der Organe in der distalen Hälfte eines jeden Einzelgliedes leicht zu erklären, wenn man sich vorstellt, wie die Organe am besten in Wirksamkeit treten können. Ebenso wie die distalen Glieder am ehesten in Berührung mit Fremdkörpern kommen, werden auch an den Einzelgliedern die keulenförmig verdickten, distalen Enden am leichtesten an äußere Gegenstände anstoßen, während Organe, die etwa dicht am Grunde eines Gliedes an der Streck- oder Beugeseite angebracht wären, nicht in Funktion treten könnten, weil das breite Ende des vorhergehenden Gliedes eine Berührung mit Fremdkörpern fast immer unmöglich machen würde. So finden wir Beuge- und Streckseite am Grunde jeden Gliedes frei von Sinnesorganen, während an dem distalen Teil der Beugeseiten die dichten Organfelder stehen.

2. Der Mundwerkzeuge.

α. Die Sinnesorgane der Oberlippe.

Die Oberlippe (Labrum) ist im Gegensatz zu allen anderen Mundwerkzeugen eine unpaare Hautfalte von nahezu rechteckiger Form. (Fig. 74 *l* u. 75). Nur am Vorderrande läßt sie median eine seichte Einbuchtung erkennen. Der Vorderrand selbst stellt eine ziemlich scharf zulaufende Kante dar. Die Oberseite des Labrum ragt zu einem kleinen Teil unter das Kopfschild, mit dem es in etwas gelenkiger Verbindung steht. Die Unterseite geht ohne deutliche Grenze in das Dach der Mundhöhle über, an dem die beiden Gaumenplatten sitzen (Fig. 74,*gpl*). Oberseite und Unterseite sind mit Sinnesorganen verschiedenster Art besetzt; ganz besonders zeichnet sich die Umgebung des schmalen Vorderrandes durch ihren Reichtum an Sinnesorganen aus.

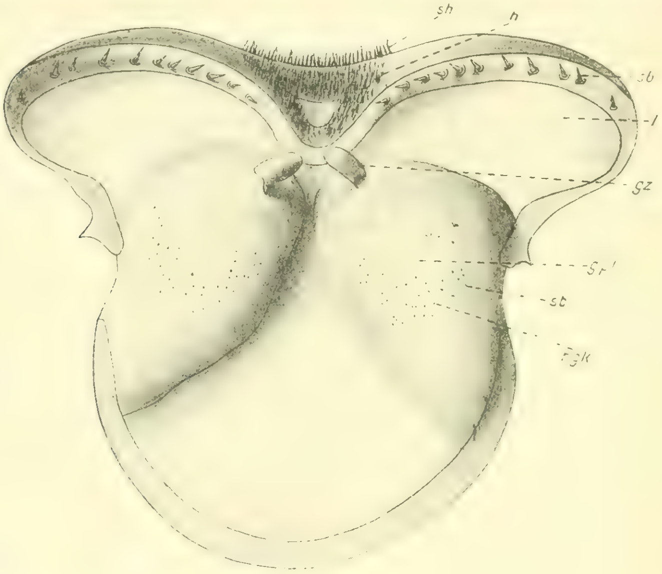


Fig. 74.

Oberlippe (*l*), von innen gesehen, und Gaumen. 23 : 1. *gpl*, Gaumenplatten; *gz*, Gaumenzapfen. Weitere Abk. s. S. 113.

An der Unterseite findet sich in der Mitte, dort, wo der Vorderrand die leichte Einbuchtung zeigt, eine flache Delle, die bis auf ein mittleres Feld dicht von massiven Haaren besetzt ist (Fig. 74 u. 75 u. Fig. 6 *h*). Ein Sinnescharakter ließ sich an diesen Haaren nicht sicher ermitteln, indem eine Verbindung mit Sinneszellen und Nerven nicht nachzuweisen war. Da man aber auf Sagittalschnitten durch diese Region der Oberlippe unter den Haaren neben Hypodermis- und Drüsenzellkernen Kerne findet, die Sinneszellenkernen recht ähnlich sehen (vgl. Fig. 6 *szk*), so ist doch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß den Haaren Tastfunktion zukommen könnte. Vielleicht aber haben sie auch nur mechanische Funktion und helfen dem Verschluß des Mundes dienen. Hinter diesem Felde stehen mehr nach dem Gaumen zu in einem schmalen, winkelförmigen Streifen mehrere schlanke Sinneshaare (Fig. 75 *sh*), 50—60 an der Zahl. Die an der Unterseite zu beiden Seiten der medianen Delle in geschwungener Reihe angeordneten 20 bis 30 großen hohlen Sinnesborsten (Fig. 75 u. 21 *sb*) fanden schon wegen ihrer Verbindung mit großen Drüsenzellen bei der allgemeinen Beschreibung der Sinnesborsten besonders Erwähnung. Im übrigen finden sich an der Unterseite nur noch nahe dem Vorderrande borsten-, zapfen- und kegelförmige Bildungen von verschiedener Größe (Fig. 75 *szpf*, *mgk*), die dicht gedrängt von der Unterseite her über den Vorder-

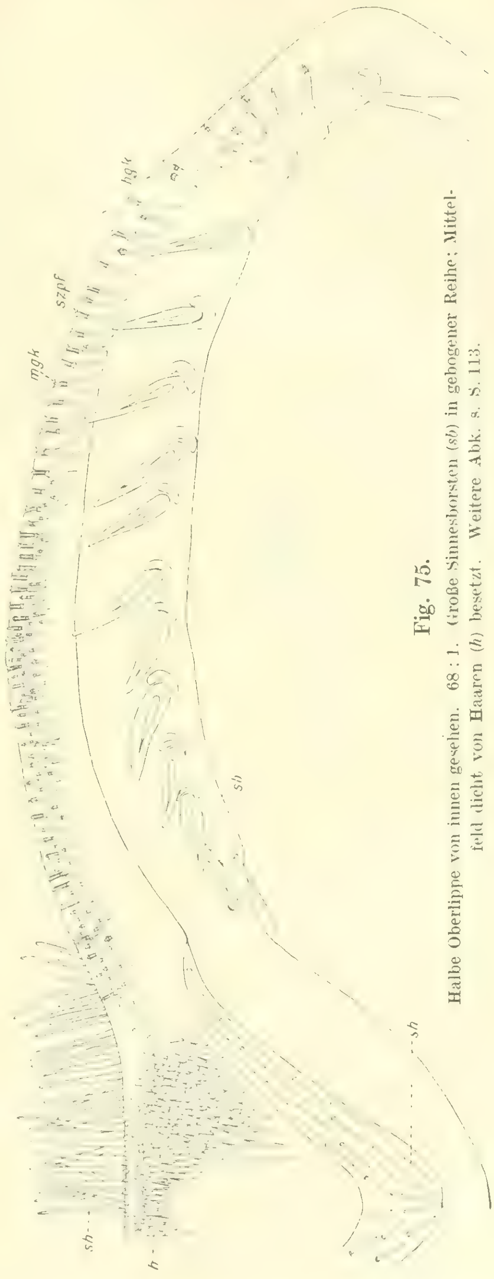


Fig. 75.

Halbe Oberlippe von innen gesehen. 68 : 1. Große Sinnesborsten (*sb*) in gebogener Reihe; Mittelfeld dicht von Haaren (*h*) besetzt. Weitere Abk. s. S. 113.

rand hinweg nach der Oberseite ziehen. Ihre Gesamtzahl an der Oberlippe beträgt mehrere Hundert.

Die Oberseite zeigt uns die interessantesten Verhältnisse. Sie trägt zerstreut im medianen Teil eine Anzahl typischer Sinneshaare (Fig. 74 u. 75 *sh*), die nach vorn gerichtet sind. Ferner treten uns hohle Grubenkegel in verschiedener Form entgegen, plumpere gedrungene neben zierlicheren schlanken (Fig. 75, 31, 49 u. 60 *hgk*). Auch die kuppelförmigen Organe fehlen der Oberseite der Oberlippe nicht. Sie finden sich ziemlich zahlreich an dem vorderen Teil der ganzen Oberseite tief in das Chitin eingesenkt (Fig. 60 *sk*).

So wird auch der Oberlippe in erster Linie noch Empfindlichkeit gegen mechanische Reize zugesprochen werden müssen. Die kuppelförmigen Organe werden die Wirksamkeit der am Cranium gelegenen unterstützen. Die anderen Organe des mechanischen Sinnes (Zapfen, Borsten und Haare) dürften der Prüfung der dem Munde zugeführten Stoffe auf ihre Festigkeit dienen, während die hohlen Grubenkegel als Organe des chemischen Sinnes sie schon auf ihre Genießbarkeit hin untersuchen werden. Experimentelle Prüfungen der Sinnesfunktion der Oberlippe liegen nicht vor.

β. Die Sinnesorgane der Mandibeln (Oberkiefer).

Die Mandibeln (Fig. 76) sind bei *Dytiscus* starke, ungegliederte, kompakte Extremitäten. Sie sind nicht über die ganze Oberfläche hin mit Sinnesorganen bedeckt, vielmehr ist die ventrale flache Seite fast vollkommen frei davon. Hier zieht zwar in einem schmalen Streifen in einer engen Rinne stehend ein Besatz von starren Borsten hin, der an der Basis der Mandibel dem medianen Rand eng anliegt, distalwärts dann aber sich in leicht gekrümmter Linie über die flache Ventralfläche nach der lateralen Seite hin erstreckt (Fig. 76*a*, *b*). Seinen Elementen kommt aber keine Sinnesfunktion zu. EUSCHER meint wohl diesen Borstenbesatz, wenn er von kleinen Zähnchen spricht, die von der proximalen medialen zur distalen lateralen Seite ziehen. Sinnesorgane finden sich an der Unterseite nur ganz dicht am äußeren Rand und zwar vereinzelte massive Grubenkegel (Fig. 76 *mgk*) und grubenständige Sinneszapfen (Fig. 76 *szpf*).

Diese Organe besetzen dann auch zusammen mit kleinen hohlen Grubenkegeln (Fig. 76 *hgk*) (vgl. auch Fig. 51) den schmalen äußeren Rand in ähnlicher Weise wie den Vorderrand der Oberlippe, und ziehen, an Zahl langsam abnehmend, nach der dorsalen gekrümmten Fläche der Mandibeln. Sie erreichen jedoch die Mitte der dorsalen

Fläche nicht. In geringer Zahl finden sich zwischen den Organen zerstreut noch eigentümliche mit einer besonderen Schutzkuppel versehene kuppelförmige Organe (vgl. Fig. 69). An Mandibeln sind solche bisher nur von Janet bei Ameisen beschrieben worden. Ganz am Grunde der dorsalen Außenseite stehen an dem großen Gelenkknopf mehrere kurze, fast schuppenartige, gebogene Haare (Fig. 76 *schh*).

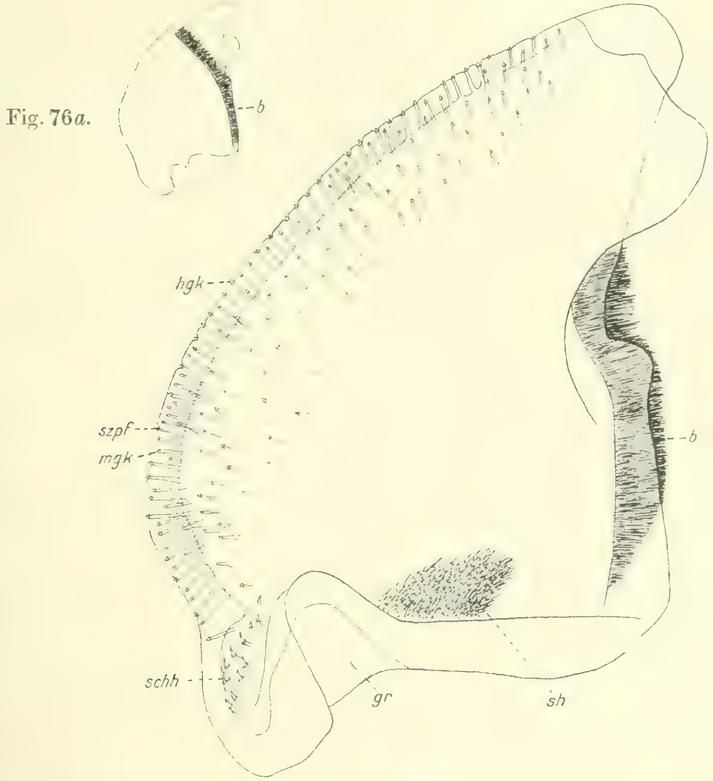


Fig. 76.

Mandibel von der Dorsalseite gesehen. 38 : 1. Am Grunde Feld von Sinneshaaren (*sh*); am lateralen Rand Zapfen (*szpf*) und Grubenkegel (*mgk* u. *hgk*). Weitere Abk. s. S. 113.
Fig. 76 *a*. Mandibel, ventrale Ansicht. 6 : 1.

Ein dichtes Feld langer gebogener Sinneshaare (Fig. 76 u. 8 *sh*) findet sich endlich ebenfalls am Grunde der Mandibel, aber in der Mitte der Dorsalseite. Es steht in einer leichten Einsenkung dicht bei der Gelenkgrube (Fig. 76 *gr*).

Alle Sinnesorgane der Mandibeln, mit Ausnahme der wenigen hohlen Grubenkegel, die eine schwache chemische Reizbarkeit bedingen werden, dienen dem mechanischen Sinn, wie dies ja auch an den kräftigen, als Beißzangen funktionierenden Mandibeln nicht anders zu erwarten ist. Auch hierüber fehlen jedoch Versuche.

γ. Die Sinnesorgane der ersten Maxillen (Unterkiefer).

Wie die Mandibeln, so treten uns die ersten Maxillen als paarige Mundwerkzeuge entgegen. Aber während die Oberkiefer entsprechend ihrer beißenden Funktion kräftige kompakte Organe waren, zeigen die Unterkiefer die den Maxillen der beißenden Mundwerkzeuge charakteristische Gliederung (Fig. 77). Einem Grundglied, Cardo (*ca*), sitzen ein zweites Glied, der Stamm, Stipes (*st*), und die innere Lade, Lobus internus (*li*), auf. Der Stipes trägt an seinem distalen Ende die äußere Lade, Lobus externus (*le*), und den Tasterträger, Palparium (*pm*), dem der viergliedrige Taster, Palpus maxillaris (*t*), aufsitzt. Auch hier zeigen wieder alle Teile eine mehr oder weniger starke Besetzung mit Sinnesorganen. Nagel hat davon manche übersehen, denn er beschreibt den Kiefer selbst, also den Lobus internus, als der Sinnesorgane völlig entbehrend.

Cardo und Stipes (Fig. 77 *ca* u. *st*) tragen neben wenigen, ziemlich langen Haaren (*sh*) kleine massive Kegel (*mgk*). Sie sind meist an der Streckseite angeordnet.

An dem Lobus internus (Fig. 77 *li*) fallen am Innenrande zuerst starke, lange Borsten (*b*) in die Augen, denen keine Sinnesfunktion, sondern allein mechanische Funktion zukommen dürfte. Neben diesen Borsten stehen aber an der ventralen Fläche des Gliedes in einer kurzen Reihe angeordnet einige echte Sinneshaare (Fig. 77 u. 7 *sh*). Vor allem aber ist dem Gliede charakteristisch ein in seinem proximalen Teil ventralwärts gelegenes dichtes Sinnesfeld, das aus einer großen Zahl grubenständiger Zapfen mit Lumen (Fig. 77 u. 26 *szpf*) besteht. Die Zahl der Zapfen ist im Übersichtsbild vielleicht etwas zu gering angegeben aus den schon im einleitenden Teil erörterten Gründen. In Wirklichkeit beträgt sie ungefähr 75.

Der stark reduzierte Lobus externus (Fig. 77 *le*) besteht, abgesehen von dem mit dem Stipes fest verbundenen Ansatzglied, das keine Sinnesorgane trägt, aus zwei Gliedern, die denen eines Tasters in der Form sehr ähnlich sind. Das kürzere untere besitzt an der Streckseite der proximalen Hälfte drei bis fünf kuppelförmige Organe (Fig. 77 *kpo* u. Fig. 61). Das Endglied ist dagegen reich mit großen, grubenständigen Kegeln und Zapfen ausgestattet. Zum weitaus größten Teil sind die Grubenkegel massiv, aber von verschiedener Größe (Fig. 77 u. 46

mgk). Dicht um die Spitze herum finden sich aber, wie auch Nagel

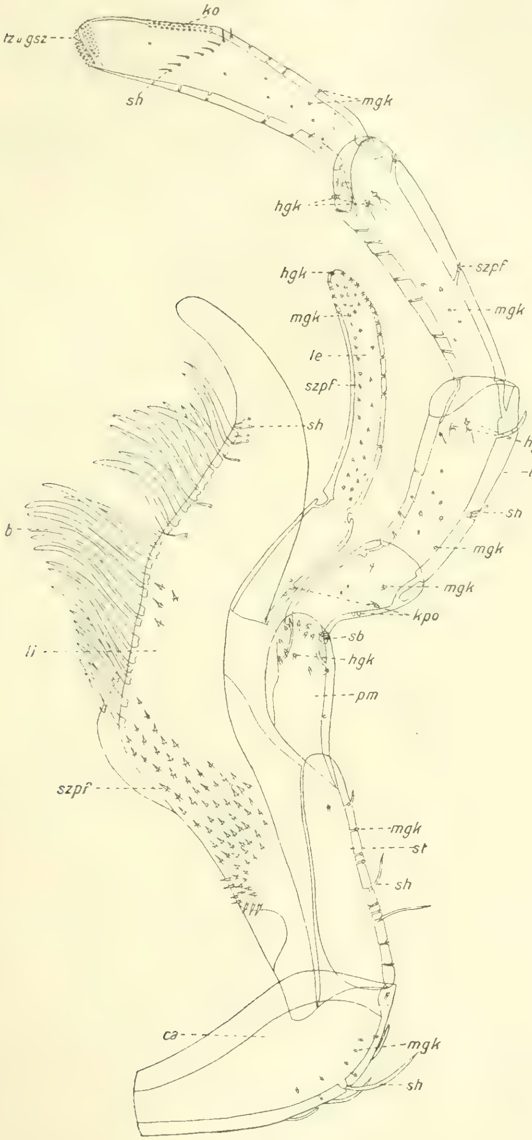

ko
tz u gsz
sh
mgk
hgk
szpf
hgk
mgk
mgk
le
szpf
sh
hgk
t
sh
b
mgk
mgk
kpo
sb
li
hgk
pm
szpf
mgk
st
sh
ca
mgk
sh

Fig. 77.

Erste Maxille, ventrale Ansicht. 33 : 1. Der Lobus externus ist aus der natürlichen Lage in einer Rinne am lateralen Rand des Lobus internus herausgedrückt, um ihn sichtbar zu machen. ***b***, Borste; ***ca***, Cardo; ***hgk***, hohler Grubenkegel; ***ko***, kelchförmiges Organ; ***kpo***, kuppelförmiges Organ; ***le***, Lobus externus; ***li***, Lobus internus; ***mgk***, massive Grubenkegel; ***pm***, Palparium; ***sb***, Sinnesborste; ***sh***, Sinneshaar; ***st***, Stipes; ***szpf***, Sinneszapfen; ***t***, Taster der ersten Maxillen; ***tz u. gsz***, Tastzäpfchen und Geschmackszäpfchen.

schon ermittelte, einige wenige hohle (Fig. 77 *hgk*). Einzelne Sinneszapfen, die am proximalen Teil auftreten (Fig. 77 *szpf*), sind massiv und ähneln den kleinen massiven Kegeln (Fig. 46 *mgk*, unten), die sich sonst an dem Unterkiefer finden. Zwischen den einzelnen Organen des Endgliedes münden zahlreiche Drüsenausführungsgänge (Fig. 46 *drg*); zum Teil münden sie in die Gruben, in denen die Kegel selbst stehen.

Das Palparium (Fig. 77 *pm*) zeigt an seiner distalen Hälfte mehrere elegante hohle Grubenkegel (Fig. 77 *hgk* und Fig. 50). Sie stehen an der ventralen Fläche dieses Gliedes eingesenkt.

Dem Palparium sitzt dann der Palpus maxillaris (Fig. 77 *t*) auf. Er besteht aus vier Gliedern, die sämtlich Sinnesorgane tragen, von denen aber, wie es uns schon an der Antenne und dem Lobus externus entgegentrat, die distal gelegenen stärkere Besetzung zeigen als die proximalen. Das kleine basale Glied zeigt viel Ähnlichkeit mit dem kleinen Pedicellus der Antenne (Fig. 71). Ganz von seinem Grunde, wo es noch innerhalb der vom Tasterträger gebildeten Höhlung steckt, zeigt es an seiner Streckseite ein Feld von Chitinborsten (Fig. 77 *sb* u. Fig. 11), die schlanker und länger sind als die an der entsprechenden Stelle des Pedicellus gelegenen, aber dieselbe Funktion haben dürften. Ein lateral gelegenes Feld, das an der Antenne noch vorhanden war, fehlt hier, weil der Taster nur gebeugt und gestreckt werden kann, aber keine Bewegung in dorsoventraler Richtung auszuführen vermag. Etwas weiter distalwärts von diesem Sinnesfeld finden wir dann, ebenfalls an der Streckseite gelegen und in das Chitin eingelagert, einige kuppelförmige Organe (Fig. 77 *kpo*). Ihre Zahl ist etwas geringer als die der am Lobus externus vorhandenen: sie beträgt zwei bis drei. Sonst finden sich noch unregelmäßig über die ganze distale Hälfte des Gliedes verstreut einige kleine massive Grubenkegel (Fig. 77 *mgk*).

Das zweite und dritte Tasterglied zeigen ungefähr die gleichen Verhältnisse in der Verteilung der Sinnesorgane. Beide tragen an der Fläche zerstreut kleine massive Grubenkegel (Fig. 77 *mgk*). In der distalen Hälfte zeigen beide je einen größeren und einen kleineren hohlen Grubenkegel (*hgk*) an der Fläche. Das dritte Glied besitzt ein solches Paar außerdem noch an dem schmalen Chitinkragen, der das letzte Tasterglied an seiner Basis umfaßt, und zwar nahe der Beugeseite. An der Streckseite des zweiten Gliedes stehen wenige kurze Haare (*sh*), die beim dritten Glied durch mehr zapfenförmige Organe (*szpf*) ersetzt sind.

Das Endglied des Tasters endlich ist vor allem durch zwei große Komplexe von Sinnesorganen charakterisiert. Einmal trägt es um die Spitze gelegen zwei getrennte Felder der winzigen Tastzäpfchen (Fig. 77, 78 u. 44 *tz*). Neben diesen ungeheuer zahlreichen kleinen massiven Zäpfchen enthalten die Felder in geringer Zahl auch die größeren hohlen, kegelförmigen Geschmackszäpfchen (Fig. 78 u. 44 *gsz*). Dann findet sich an der Streckseite der distalen Hälfte ein Feld kelchförmiger Organe (Fig. 77 u. 78 *ko* u. Fig. 56). Proximalwärts von diesem Felde zieht sich eine Reihe von Sinneshaaren (Fig. 77 *sh*) von der Streckseite des Gliedes über die ventral gelegene Fläche. Außerdem trägt das Endglied noch wie alle anderen Tasterglieder unregelmäßig zerstreut kleine massive Grubenkegel (Fig. 77 *mgk*).

Von der Funktion der Unterkiefer gibt Nagel schon eine sehr anschauliche Beschreibung. Der kleine Lobus externus ist in natürlicher Lage in eine Rinne eingeschlagen, die sich am lateralen Rand des Lobus internus findet. Wenn dieser dann in einen Körper einbeißt, gelangt der in der Rinne gelegene Lobus externus mit in die Wunde und vermag so mit den an seiner Spitze stehenden hohlen Grubenkegeln als Geschmacksorgan zu funktionieren, während die ebenfalls dort stehenden massiven Kegel den Käfer über physikalische Eigenschaften der Beute informieren. Dieser sehr plausiblen Erklärung muß nur noch hinzugefügt werden, daß der Kiefer selbst

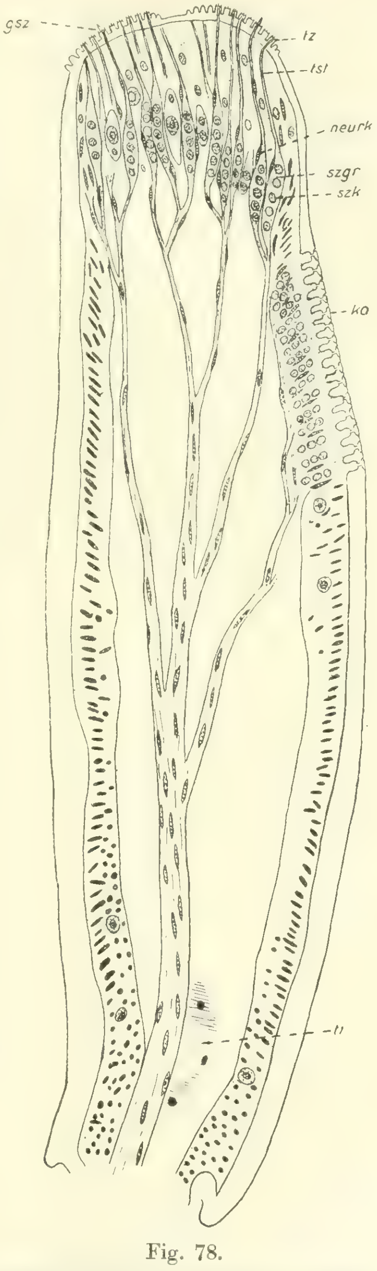


Fig. 78.

Längsschnitt durch das Endglied des Palpus maxillaris. 140 : 1. An der Streckseite ein Feld kelchförmiger Organe (*ko*); an der Spitze in zwei Feldern Tastzäpfchen (*tz*) und Geschmackszäpfchen (*gsz*). Weitere Abk. s. S. 113.

auch Organe des mechanischen Sinnes trägt, vor allem die in einem Feld angeordneten Zapfen (Fig. 77 *szpf*).

Auch über die Wirksamkeit der Taster hat NAGEL experimentiert. Er hat gefunden, daß sie Träger äußerer Geschmacksorgane sind, und als solche spricht er die hohlen Grubenkegel an. Diesen hohlen Kegeln müssen wir als jedenfalls sehr empfindliche Geschmacksorgane noch die »Geschmackszäpfchen« (Fig. 44 *gsz*) angliedern, wodurch uns eine ausreichendere Erklärung für den hohen Grad der Geschmacksempfindung mit den Tastern gegeben wird, als sie NAGEL, der nur die wenigen hohlen Grubenkegel als Geschmacksorgane kannte, geben konnte. Die hohlen Grubenkegel am Palparium (Fig. 77 *hgk*), die NAGEL anscheinend auch übersehen hat, tragen weiter zur Erhöhung der Schmeckfähigkeit bei, wenn sie auch erst die weiter in den Mund gelangten Nahrungsteile zu untersuchen vermögen. Die Tastzäpfchen, massiven Grubenkegel, kelchförmigen und kuppelförmigen Organe verbürgen daneben eine mannigfache mechanische Reizbarkeit der Taster.

δ. Die Sinnesorgane der zweiten Maxillen (Unterlippe, Labium).

Die zweiten Maxillen zeigen bei *Dytiscus* infolge ihrer Verschmelzung zur Unterlippe die einzelnen Teile dieser Extremitäten nicht alle deutlich. Die beiden Grundglieder der beiden Maxillen, Submentum und Mentum, sind hier völlig miteinander verschmolzen zu einer trapezartigen Platte, dem Mentum (Fig. 79 *m*), das sich an die Gula (Fig. 79 *gu*) nach vorn anschließt. An dem Vorderrande zeigt das Mentum eine starke Einbuchtung, in der die zur Zunge, Ligula (Fig. 79 *lig*), verschmolzenen inneren Laden, Lobi interni, entspringen. Seitlich von der Zunge, nach dem Innern des Mundes hin gerichtet, liegen die stark reduzierten Lobi externi, die hier als Paraglossen bezeichnet werden (Fig. 79 *pg*). An der Unterseite der Ligula, dicht an deren Insertionsrand am Mentum, entspringen die beiden Palparien (Fig. 79 *pm*), die die dreigliedrigen Palpi labiales (Fig. 79 *pl*) tragen.

Mentum und Ligula stimmen, was die Arten der an ihnen gelegenen Sinnesorgane angeht, in weitgehendem Maße überein, und was die Anordnung der Organe an diesen Teilen der Unterlippe betrifft, so erinnert sie sehr an die Verhältnisse, die wir an der Oberlippe fanden. Die beiden seitlichen Ränder des trapezförmigen Mentum (Fig. 79 *m*) sind wie der schmale Vorderrand der Oberlippe von kegel- und zapfenförmigen Organen verschiedener Form (Fig. 79 *mgk u. szpf*) besetzt. In der Einbuchtung am Vorderrand des Mentum setzt sich diese Besetzung fort. Je mehr man sich aber der Ansatzstelle der Palparien (*pm*) nähert, um so mehr verringert sich die Zahl dieser Elemente. Auf der Fläche des Mentum finden wir neben mehreren (20—30) ziemlich langen Haaren (*sh*), die Sinnescharakter zu besitzen scheinen, nur ganz wenige grubenständige massive Zapfen; sie sind wie die Haare auf den distalsten Teil der ventralen Mentumfläche beschränkt. An der Grenze des Mentum gegen die Gula finden sich in unmittelbarer Nähe der beiden Seitenränder einige der kleinen Organe, die wir den Seitenrand begleiten sahen.

Die Ligula (Fig. 79 *lig*) zeigt an der dorsalen, nach der Mundhöhle hingekehrten Fläche keine Sinnesorgane. Nur in unmittelbarer Nähe des Vorderrandes finden wir eine Besetzung mit grubenständigen kegel- und zapfenförmigen Sinnesorganen (vgl. Fig. 45 *gk* u. *szpf*). An dem Vorderrande selbst wird die Anordnung dieser Organe ungemein dicht. Wir können hier wie an dem Vorderrand der Oberlippe und den eben beschriebenen Seitenrändern des Mentum einen kontinuierlichen Übergang der großen Grubenkegel durch mannigfache Zwischenformen hindurch, bis zu den kleinsten massiven Zapfen konstatieren. Diese mannigfaltigen Organe ziehen über den Vorderrand hinaus nach der Unterseite hin, nehmen dort aber an Zahl schnell ab. Wir finden dann auf der ganzen Ventralseite der Ligula zerstreut noch wenige kegelförmige Organe (Fig. 79 *mgk*). Nächst dem Vorderrande finden sich an der Unterseite weiter noch lange Haare (Fig. 79 *sh*). Wenn auch die zweifelhafte Form der unter ihnen gelegenen Zellen eine sichere Entscheidung über ihren Sinnescharakter nicht erlaubt, so möchte ich sie doch als Sinneshaare ansprechen wegen der charakteristischen Endigung des von den Zellen an sie herantretenden Terminalstranges (s. Fig. 10 *tst* u. 45 *sh*). Auf diese Frage wurde schon bei der allgemeinen Betrachtung der Sinneshaare eingegangen.

Die Paraglossen (Fig. 79 *pg*) tragen einen nach dem Innern der Mundhöhle gerichteten Borstenbesatz, über dessen etwaige Sinnesfunktion meine Präparate keinen Aufschluß geben. Vielleicht dient er nur mechanischen Zwecken.

Die Palparien (Fig. 79 *pm*) tragen ganz am Grunde einige massive Grubenkegel (*mgk*) und am distalen Teil der Beugeseite je drei kuppelförmige Organe (*kpo*).

An den ihnen aufsitzenden Palpi labiales (Fig. 79 *pl*) finden wir an allen drei Gliedern Sinnesorgane, deren Anordnung gewisse Ähnlichkeiten mit den Maxillartastern zeigt. Das kleinere Grundglied ist in Form wie in Besetzung mit Sinnesorganen dem entsprechenden des Maxillartasters analog. Ganz am Grunde, innerhalb der Mulde, die das mit dem distalen Ende über die Ansatzstelle des ersten Gliedes

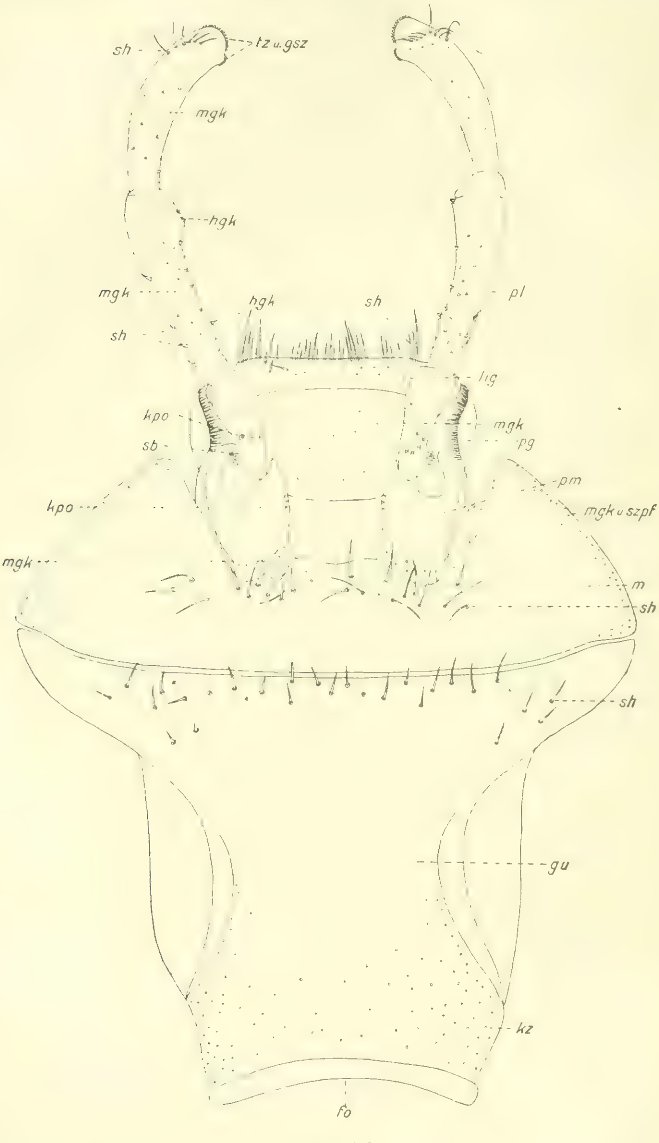

sh
tz u. gsz
mgk
hgk
mgk
sh
hgk
sh
pl
lig
kpo
sb
mgk
pg
pm
kpo
mgk u szpf
mgk
m
sh
sh
gu
kz
fo

Fig. 79.

Unterlippe (zweite Maxille) und Gula (*gu*), ventrale Ansicht. 22 : 1. Die Taster der Unterlippe (*pl*) sind aus der natürlichen Haltung schräg nach unten infolge des Auflegens eines Deckglases verschoben und erscheinen darum seitlich beweglich. Weitere Abk. s. S. 113.

hinausragende Palparium bildet, findet sich wieder eine Gruppe von

Chitinborsten (*sb*) an der Streckseite, die hier nicht lateral, sondern unter einem Winkel von ungefähr 45° nach unten gerichtet ist.

In dem Übersichtsbild (Fig. 79) tritt diese Neigung nicht klar zutage, weil die Taster, die im natürlichen Zustand schräg nach unten hin beweglich sind, infolge des notwendigen Auflegens eines Deckglases auf das Präparat aus ihrer natürlichen Lage etwas verschoben wurden; sie erscheinen daher in dem Bilde in seitlicher Richtung ebenso beweglich wie die Maxillartaster. In natürlichem Zustand ist das aber nicht der Fall, und ich verweise deshalb noch besonders auf die Abbildung 12, die EUSCHER auf Seite 15 seiner Arbeit über das Chitinskelet von *Dytiscus* gibt, und in der die Unterlippentaster in ihrer richtigen Lage zur Unterlippe zu sehen sind.

Außer den erwähnten Chitinborsten trägt das unterste Tasterglied noch fünf kuppelförmige Organe (Fig. 79 *kpo* u. Fig. 65). Sie stehen seitlich an dem Gliede.

Das zweite, mittlere Glied des Tasters zeigt an seiner Streckseite mehrere kurze Sinneshaare (*sh*). Außerdem ist es unregelmäßig von kleinen massiven Grubenkegeln (*mgk*) besetzt. An der Beugeseite steht in einer kraterförmigen Ausstülpung des Chitins in der proximalen Hälfte ein großer hohler Kegel (*hgk*). Einen zweiten trägt das Glied ebenfalls an der Beugeseite aber ganz distal, wo das Glied seinen größten Umfang erreicht. Oft, aber nicht durchgängig, tritt zwischen diesen beiden Kegeln an der Beugeseite noch ein dritter auf.

Das letzte Glied endlich ist vor allem wieder charakterisiert, ebenso wie das des Palpus maxillaris, durch die in zwei Feldern um die äußerste Tasterspitze stehenden Tastzäpfchen (Fig. 79 *tz*). Auch hier finden wir neben diesen Organen die größeren Geschmackszäpfchen (*gsz*) vertreten. Unterhalb der Felder zieht in schwach gebogener Linie eine Reihe langer Sinneshaare (*sh*) über die Seitenfläche des Gliedes. In den noch weiter proximal gelegenen Teilen zeigt das Glied in unregelmäßiger Anordnung massive Grubenkegel (*mgk*).

So trägt die Unterlippe selbst nur Organe des mechanischen Sinnes, während an den Tastern neben diesen in den hohlen Grubenkegeln und Geschmackszäpfchen Organe auftreten, die die Taster zu einer Geruchs- oder Geschmacksfunktion befähigen.

c. Die Hautsinnesorgane des Gaumens.

Es wurde schon gesagt, daß sich an die rechteckige, plattenförmige Oberlippe nach dem Innern der Mundhöhle unmittelbar der Gaumen anschließt (Fig. 74). Der Gaumen ist von hellem, weichen Chitin ausgekleidet und zeigt in seinem vorderen Teil zwei Wülste, die Gaumenplatten (Fig. 74 *gpl*). Diese sind mammaförmige Gebilde, die durch eine in der Mediane des Gaumens verlaufende sagittale Furche voneinander getrennt sind. Jeder der Wülste trägt an seinem nach vorn und innen gerichteten Teil einen dunkel gefärbten, stark chitinisierten, zapfenförmigen Anhang, den Gaumenzapfen (Fig. 74 *gz*). Diese ältere schon von Nagel und anderen Autoren angewandte Bezeichnung möchte ich der kürzlich von Rungius neu geprägten »Sinneskolben« vorziehen, da man unter Sinneskolben in der Literatur oft eine bestimmte Organform zu verstehen gewohnt ist, während wir in den Gaumenzapfen Träger von Sinnesorganen verschiedener Art vor uns haben.

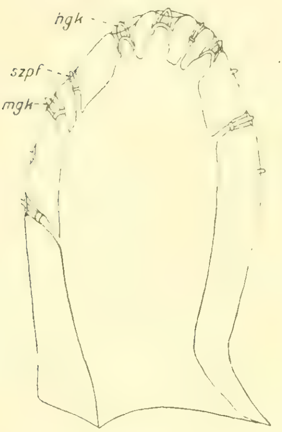


Fig. 80.

Optischer Medianschnitt durch den Gaumenzapfen. 220 : 1. *hgk*, hohler Grubenkegel; *mgk*, massiver Grubenkegel; *szpf*, Sinneszapfen.

Über die Anordnung der Sinnesorgane am Gaumen von *Dytiscus* liegt schon eine genaue Beschreibung von Nagel vor. Die beiden Gaumenplatten tragen in ihrem hinteren medianen Teil zahlreiche kleine hohle Grubenkegel. In Fig. 74 konnten diese Organe (*hgk*) wegen ihrer Kleinheit nur als Punkte angedeutet werden. Ihren genaueren, charakteristischen Bau (s. Fig. 53) lernten wir schon bei der allgemeinen Besprechung der Grubenkegel kennen. Sonderbarerweise weichen die von mir stets gefundenen Kegel in dem Bau des Kegels selbst sehr von den durch Nagel abgebildeten ab, während in bezug auf den Porenkanal vollkommene Übereinstimmung besteht. Die Kegel erscheinen in der Aufsicht auf den Gaumenwulst von einem dunklen Kreis umgeben. Dieser rührt davon her, daß der ganze Gaumen, wie schon gesagt, von sehr hellem Chitin ausgekleidet ist, während der Porenkanal der Kegel von dickem, dunkel gefärbten Chitin ausgesteift wird. Ein Teil der Organe und zwar die am weitesten seitlich stehenden zeigen bei sonst vollkommen gleichem Aufbau an Stelle des kleinen Hohlkegels eine lange, spitze Borste (Fig. 74 u. 13 *sb*). Zwischen den Sinnesorganen und zum Teil in deren Gruben münden in großer Menge Drüsenausführungsgänge in die Mundhöhle. Die Gesamtzahl der beiden Organformen an jedem Gaumenwulst beträgt, wie auch Nagel schon angibt, ungefähr 70. Davon sind 45—50 mit Kegeln versehen, während der Rest die spitzen Borsten trägt.

An den Gaumenzapfen finden wir um die Spitze geschart große hohle Grubenkegel, wie wir sie schon an den Antennen, den Tastern und der Oberlippe kennen lernten (Fig. 80 u. Fig. 47 *hgk*). Vereinzelt zwischen ihnen, vor allem aber an den Seitenflächen des Gaumenzapfens, stehen etwas schlankere und längere massive Grubenkegel (Fig. 80 u. Fig. 47 *mgk*). Ihre Form schwankt etwas und führt zu solchen Organen hinüber, die schon als massive Sinneszapfen (Fig. 80 *szpf*) bezeichnet werden können. Sie sind noch schlanker als die massiven Grubenkegel und erscheinen deshalb nicht mehr kegelförmig, sondern cylindrisch. Sie finden sich an der ganzen Oberfläche verteilt.

Im übrigen ist das Dach der Mundhöhle frei von Sinnesorganen. Auch der die Mundhöhle gegen den Pharynx abschließende unpaare hintere Gaumenwulst trägt keine Sinnesorgane.

Das Überwiegen der hohlen Grubenkegel an dem Gaumen stempelt diesen zu dem hauptsächlichsten Träger des inneren Geschmackssinnes. Den Sinnesborsten der Gaumenplatten und den massiven Kegeln und Zapfen der Gaumenzapfen kommt als Organen des mechanischen Sinnes am Gaumen nur untergeordnete Bedeutung zu.

d. Die Hautsinnesorgane der Nackenhaut.

Zwei eigentümliche Felder von Sinnesorganen finden sich in der Nackenhaut. Als Nackenhaut kann man ja wohl den dorsalen Teil der dünnen Chitinmembran bezeichnen, die von dem Foramen occipitale nach den Skeletstücken des Prothorax hinzieht und die gelenkige Verbindung zwischen Kopf und Prothorax vermittelt. An dieser Gelenkhaut sitzen seitlich dicht unter dem Rande des weit vorspringenden Pronotum zwei Felder sehr langer Borsten (Fig. 14 *sb*). Sie sind mit der Spitze nach vorn und etwas nach oben gerichtet und werden beim Heben und Senken des Kopfes in Funktion treten. Ihre Zahl in einem Feld mag ungefähr 22—24 betragen.

2. Die Hautsinnesorgane des Thorax.

Die drei Thoracalsegmente sind bei *Dytiscus* an Größe, Gestalt und Stellung am gesamten Körper sehr verschieden. Aber immerhin ist doch eine prinzipielle Übereinstimmung zwischen den Skeletteilen vorhanden, die die einzelnen Segmente begrenzen. Man hat an jedem Segmente ein dorsales Notum von den seitlich gelegenen Pleuren und einem das Segment ventral abschließenden Sternum zu unterscheiden. Jedes Thoracalsegment trägt ein Beinpaar, der Meso- und Metathorax außerdem je ein Paar Flügel. An allen Segmenten und ihren An-

Übersichtstabelle über die Verteilung der

	Sinneshaare.	Sinnesborsten	Sinneszapfen
Cranium	wenig	wenig	sehr zahlreich
	Epicranium, Gula	Epicranium	Epicranium, Frons, Clypeus, Gula
Antenne	wenig	etwa 40	wenig
	Scapus, Pedicellus, Funiculus 1 bis 3	2 Felder am Grund des Pedicellus	Funiculus
Oberlippe	zahlreich	20 bis 30	sehr zahlreich
	Feld in der Mitte der Ventralseite; einzelne dorsal	in geschwungener Reihe an der Ventralseite	Ventralseite, Vorderrand, Dorsalseite
Mandibeln	zahlreich	—	zahlreich
	Grund der Dorsalseite (Feld), einzeln am Gelenk	—	laterale Hälfte der Dorsalseite; lateraler Rand; einzeln Ventralseite
1. Maxillen	wenig	wenig	zahlreich
	Cardo, Stipes, Lobus internus, Palpus 2 und 4	Grund des 1. Palpusgliedes (Feld)	Feld am Lobus internus, einzeln Lobus externus 2 und Palpus 3
2. Maxillen (Unterlippe)	zahlreich	wenig	wenig
	Mentum, Ligula, Palpus 2 und 3	Grund des Palpus 1	Rand des Mentum, Ligula
Gaumen	—	etwa 30 bis 40	wenig
	—	seitlich an den Gaumenplatten	Gaumenzapfen
Nackenhaut	—	etwa 44 bis 48	—
	—	seitlich in 2 Feldern dicht am Ansatz des Pronotum	—

verschiedenen Sinnesorgane am Kopf.

Tast- und Geschmackszäpfchen	massive Grubenkegel	hohle Grubenkegel	kelchförmige Organe	kuppelförmige Organe
—	—	—	—	wenig
—	—	—	—	Epicranium (bes. dorsaler Augenrand)
—	zahlreich	50 bis 60	2200 bis 2500	etwa 11
—	Pedicellus und Funiculus	Pedicellus und Funiculus	Funiculus, je ein Feld an der Beugeseite	Scapus und Pedicellus
—	sehr zahlreich	wenig	—	wenig
—	Ventralseite, Vorderrand, Dorsalseite	Vorderrand, Dorsalseite	—	Dorsalseite
—	zahlreich	wenig	—	sehr wenig
—	laterale Hälfte der Dorsalseite, lateraler Rand, einzeln Ventralseite	laterale Hälfte der Dorsalseite, lateraler Rand	—	Dorsalseite
zahlreich *tz*, einzeln *gsz*	zahlreich	etwa 20	zahlreich	6 bis 8
2 Felder am Palpus (Glied 4)	Cardo, Stipes, Lobus externus 2, Palparium, Palpus	Lobus externus 2, Palparium, Palpus 2 und 3	Palpus 4 (Feld an der Streckseite)	Lobus externus 1, Palpus 1
zahlreich *tz*, einzeln *gsz*	zahlreich	4 bis 6	—	14 bis 16
2 Felder am Palpus (Glied 3)	Mentum, Ligula, Palparium, Palpus 2 und 3	Palpus 2	—	Palparium, Palpus 1
—	wenig	110 bis 130	—	—
—	Gaumenzapfen	Gaumenplatten, Gaumenzapfen	—	—
—	—	—	—	—
—	—	—	—	—

hängen treten uns mehr oder weniger reichlich Sinnesorgane entgegen. Die Beschreibung der an den Flügelpaaren vorhandenen Organe erfolgt wie schon einleitend bemerkt wurde, von anderer Seite. Hier sollen der Reihe nach die einzelnen Segmente, die sie verbindenden Gelenkhäute und dann die Beine nach der Verteilung der Sinnesorgane hin betrachtet werden.

a. Die Hautsinnesorgane des Prothorax.

Am Prothorax sind alle Skeletstücke, die dieses Segment bilden, schon am lebenden Käfer leicht zu sehen. Die Rückendecke wird von dem trapezartigen Pronotum gebildet, seitlich ist das Segment von den ebenfalls trapezähnlichen Propleuren eingefaßt, und ventral wird es von dem mit einem nach hinten gerichteten Hakenfortsatz versehenen und die großen Gelenkhöhlen für das erste Beinpaar bildenden Prosternum begrenzt.

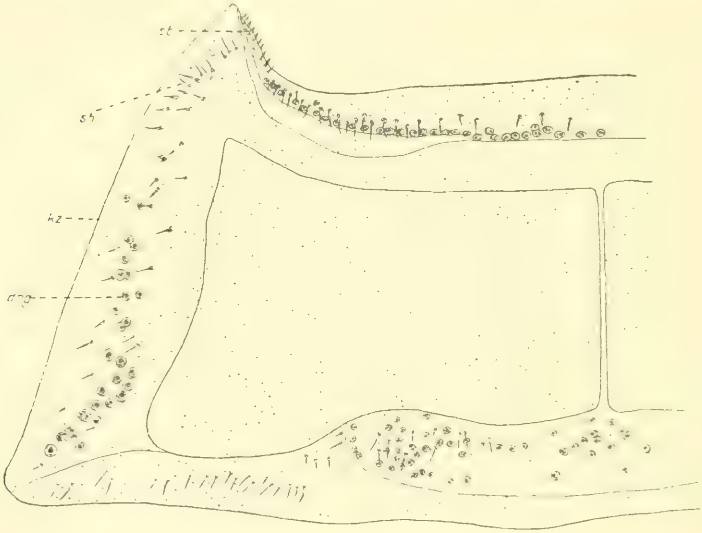


Fig. 81.

Linke Hälfte des Pronotum vom ♂ Käfer. 13 : 1. Übersät von keulenförmigen Zapfen (*kz*). Weitere Abk. s. S. 113.

Das Pronotum (Fig. 81) zeigt an seinem nach dem Kopf hin gerichteten schmaleren Vorderrande eine Einwölbung, in die sich das Cranium einfügt. Es springt nach allen Seiten über die Ansatzstellen der Propleuren, bzw. der Gelenkhäute zum Kopf und Mesothorax vor mit jenem dem Käfer charakteristischen »gelben Rand«. In diesem fallen besonders rundliche Komplexe auf, die eine stärkekornähnliche Schichtung zeigen und vielleicht Drüsenausführungsgänge (*drg*) sind, um die herum das Körperchitin in verschiedenen Schichten verschiedene optische Eigenschaften besitzt. An seiner Oberseite, sowie gegen Kopf und Mesothorax auch an der Unterseite trägt der Rand mehrere Sinneshaare (*sh*) (vgl. auch Fig. 2 *sh*) und Sinnesborsten (*sb*). Sonst ist er wie das ganze Notum auf der Oberseite dicht von keulenförmigen Zapfen (*kz*) besetzt.

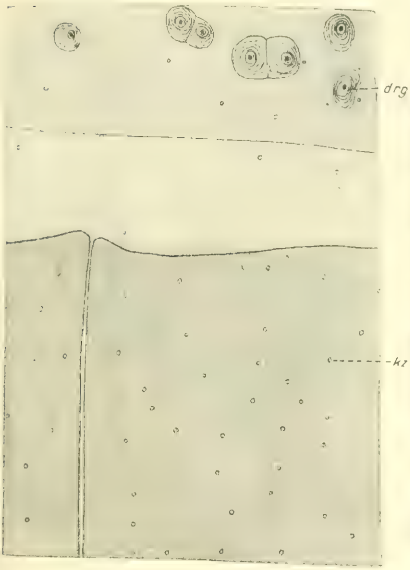


Fig. 82.

Partie vom ♂ Pronotum an der Einmündung der medialen Naht in den vorderen Teil des »gelben Randes«. 46 : 1.

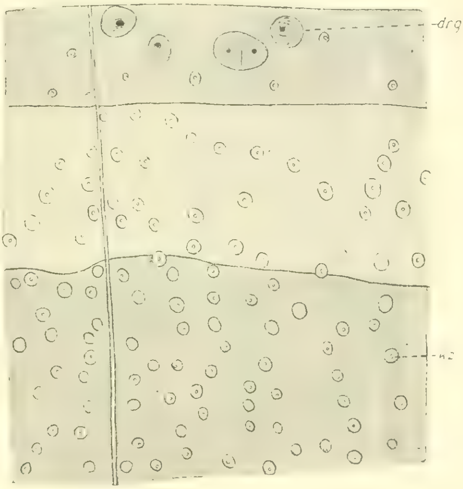


Fig. 83.

Entsprechende Partie vom ♀ Pronotum. 46 : 1.

drg, Drüsenausführungsgang; *kz*, keulenförmiger Zapfen.

Es zeigt sich hierbei, wie auch Euscher schon bemerkte, ein interessanter Geschlechtsdimorphismus. Beim ♂ stehen die Zapfen weniger dicht als beim ♀. Die Fig. 82 und 83 stellen bei der gleichen Vergrößerung entsprechende Felder des Pronotum, dicht an der Einmündung der medianen Naht in den nach dem Kopf zu gelegenen Teil des gelben Randes, von ♂ und ♀ dar. Abgesehen von der dichteren Anordnung der Organe beim ♀ fällt bei diesem vor allem ein großer, heller Hof auf, der die einzelnen keulenförmigen Zäpfchen umgibt. Er rührt davon her, daß die Gruben, in denen die Zäpfchen stehen, beim ♀ größer und mit langsamer abfallenden Wänden versehen sind als beim ♂, und daß außerdem das Chitin dieser Gruben auch bei den alten Käfern nicht mit dunklem Pigment versehen wird, sondern hell bleibt. Infolge dieses hellen Hofes erscheinen die Organe beim ♀ noch bedeutend gedrängter gegenüber denen beim ♂, welchen der Hof fehlt. Die Zapfen selbst sind am Pronotum des ♀ größer als am Pronotum des ♂, wie die bei gleicher Vergrößerung entworfenen Fig. 42 und 36 erkennen lassen. Euscher weist darauf hin, daß die Verhältnisse an den Elytren von ♂ und ♀ ganz entsprechend liegen.

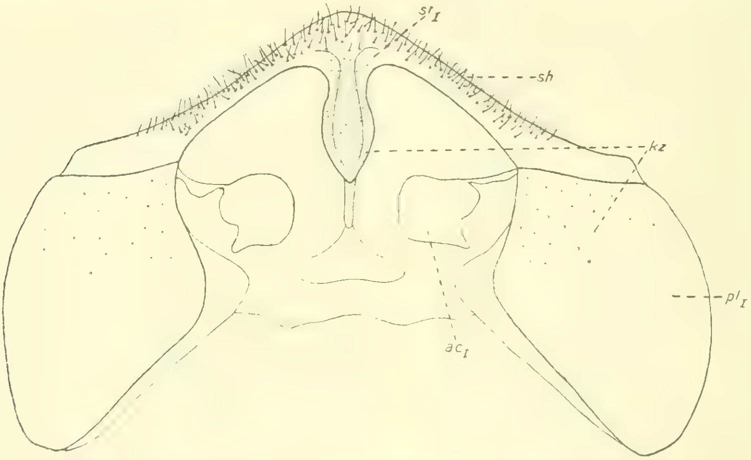


Fig. 84.

Prosternum (st_I) und Propleuren (pl_I) des ♂ Käfers von der Ventralseite gesehen. 13 : 1. Weitere Abk. s. S. 113.

Es erscheint so, als ob diese Organe vielleicht bei der Begattung, während der das ♂ auf dem Rücken des ♀ sitzt, eine wichtige Rolle spielten.

Auch an den Propleuren finden wir bei ♂ und ♀ eine Verschiedenheit in der Anordnung der keulenförmigen Zapfen (vgl. Fig. 85 u. 86 *kz*). Während nämlich beim ♂ Käfer diese Organe dort nur spärlich und besonders an dem schmaleren nach unten gerichteten Teil der Pleuren vorhanden sind (Fig. 84 pl_I u. 85), überziehen sie beim ♀ dicht gedrängt die ganze Oberfläche dieses Skeletteiles. Bemerkenswert ist, daß hier die Organe des ♂ etwas behöft erscheinen. Aber beim ♀ finden sich an ungefähr entsprechenden Stellen auch größer behöfte Formen neben den zahlreichen, hier sonst ohne Hof gebliebenen Zapfen (Fig. 37).

Die verschieden dichte Anordnung der Zapfen an den Pleuren bei beiden Geschlechtern könnte ebenso wie die Unterschiede an dem Pronotum den Gedanken nahelegen, daß sie für die Begattung von Wichtigkeit sei, indem vielleicht das ♂ mit den Endgliedern seiner Tarsen während der Copula die Pleuren des ♀ berührte. Allein, dafür ist keine Stütze zu finden. Die Untersuchungen von Blunck haben vielmehr ergeben, daß das ♂ während der Begattung die Krallen der Tarsen seines ersten Extremitätenpaares wohl um den Notumrand des ♀ herumschlägt, aber damit die Pleuren des ♀ nicht berühren kann. Nur bei Fehlgreifen kommen die ♂ Tarsen zuweilen an die Pleuren des ♀ zu liegen. Richtiger und zutreffender ist darum vielleicht die Vermutung, daß die Organe dem ♀ bei der Eiablage von Wert sind, während der es mit der Unterseite seines ganzen Körpers an den Schilfstengeln reibt.

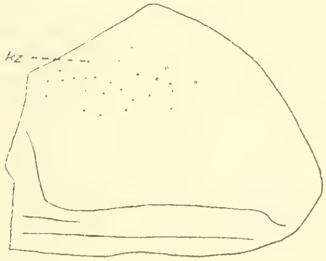


Fig. 85.
Linke Propleure vom ♂ Käfer. 13 : 1.
kz, keulenf. Zapfen.

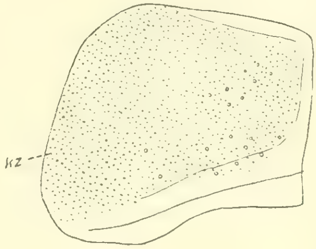


Fig. 86.
Rechte Propleure vom ♀ Käfer. 13 : 1.
kz, keulenf. Zapfen.

Andere Sinnesorgane fehlen den Propleuren.

Das Prosternum (Fig. 84 st_1) trägt an seinem vorderen geschweiften Teil in größerer Zahl Sinneshaare (*sh*), die im Bau denen des Pronotum sehr ähnlich sind. Der nach hinten gerichtete zapfenförmige Fortsatz trägt in dichter Anordnung kleine keulenförmige Zapfen (Fig. 84 u. 38 *kz*). Sie unterscheiden sich nur sehr wenig von denen der Propleuren. Die übrigen Teile des Prosternum sind tief gelegen; sie bilden die Coxalgruben des ersten Beinpaares und sind frei von Sinnesorganen.

b. Die Hautsinnesorgane des Mesothorax.

Dieser kleinste Abschnitt des Thorax ist am lebenden Käfer nur teilweise zu sehen. Sein Notum ist bis auf ein kleines Schildchen, das Scutellum, von den Elytren und dem nach hinten überragenden Rand des Pronotum bedeckt. Die Pleuren sind schräg zur Längsachse des Körpers gestellt und von der Seite her kaum zu sehen. Nur das kleine Sternum läßt sich an der Unterseite ohne weiteres leicht erkennen.

Nach Euscher kann man am Mesonotum das vom Pronotumrande und den Elytren überragte Mesoscutum (Fig. 87 scu_I) von dem schon äußerlich sichtbaren Mesoscutellum (Fig. 87 sc_I) unterscheiden. Das Mesoscutum trägt an seinem Vorderende zwei symmetrisch zur Mittellinie des Körpers gelegene Felder feiner Sinneszapfen (Fig. 87 *fszpf* und Fig. 27). Diese werden bei der Bewegung der ersten und zweiten Thoracalsegmente gegeneinander durch Anstoßen gegen die Unterseite des Pronotumrandes mechanisch gereizt werden und den Käfer dadurch über die wechselseitige Haltung der beiden ersten Thoracalsegmente orientieren. Zwei ganz entsprechende Felder liegen an dem hinteren Rande des Mesoscutum, wo dieses in die weichere Chitinhaut übergeht, die, gegen Mesoscutum und Mesoscutellum sehr tief gelagert, die hinteren seitlichen Teile des Mesothoraxdaches bildet. Außerdem liegen noch auf der Fläche des Mesoscutum nahe dem seitlichen Rande je zwei kleinere Felder dieser Organe. Diese sind von einem etwas größeren helleren Hof umgeben. Vielleicht benachrichtigen sie den Käfer von der Haltung seiner Elytren.

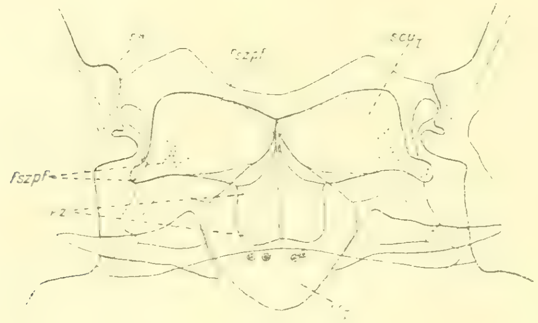


Fig. 87.

Mesonotum vom ♂ Käfer. 13 : 1. *fszpf*, feine Sinneszapfen; *sk*, Sinneskuppeln der Elytren. Weitere Abk. s. S. 113.

Das Mesoscutellum zeigt in seiner mittleren Fläche beim ♂ Käfer zu jeder Seite der Medianlinie zwei Felder von sehr kleinen keulenförmigen Zapfen (Fig. 87 u. 35 *kz*). Eigentümlicherweise fehlen sie dem ♀ am Scutellum ganz. Dafür treten in sehr geringer Zahl neben vielen Drüsenausführungsgängen einige hohle Grubenkegel (Fig. 52) auf. Sie dienen vielleicht zur Perception besonderer Secrete oder Gerüche, die das ♂ während der Begattung ausströmt. In dem hinteren, herzförmig zugespitzten Teil des Scutellums erkennt man einige Drüsengänge, die durch denselben centrischen Bau an die des gelben Randes erinnern.

Die Mesopleuren bestehen aus zwei Teilen, dem nach der Körpermitte gelegenen Episternum (Fig. 88 eps_{II}) und dem nach außen gerichteten Epimeron (Fig. 88 epm_{II}). Zusammen besitzen sie die Form eines Rechtecks, jedes einzeln ungefähr die eines rechtwinkligen Dreiecks. Das Episternum liegt dem Mesonotum mit der einen Dreieckspitze an. Diese trägt kurze massive Sinneshaare (Fig. 88 *sh*) und Sinnesborsten (Fig. 88 und 18 *sb*). An dem nach der Mitte des Segmentes zugekehrten Rand und an seiner ganzen Fläche stehen ebensolche Sinneshaare zusammen mit keulenförmigen Zapfen (*kz*), deren Bau in Fig. 34 dargestellt ist. Das Epimeron zeigt an seinen beiden Katheten ebenfalls einen Besatz mit keulenförmigen Zapfen (Fig. 88 *kz*).

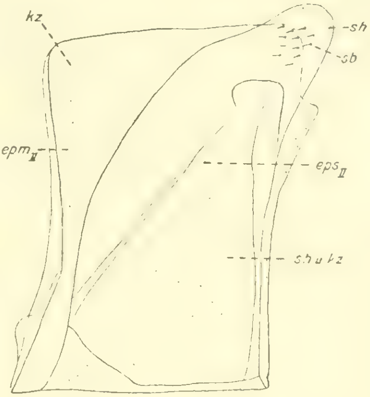


Fig. 88.

Mesopleure vom ♂ Käfer. 13 : 1.

Das Mesosternum (Fig. 89) zeigt dicht an dem Rande, mit dem es an die Coxalgruben des zweiten Beinpaares (ac_{II}) grenzt, einen Besatz von Sinneshaaren (*sh*), die denen des Pronotum ziemlich ähnlich sehen (Fig. 3 *sh*). Weiter nach der Mitte des unpaaren Skeletstückes treten in je zwei symmetrischen Reihen Sinnesborsten auf (Fig. 89 *sb*). Die der beiden weiter nach vorn gelegenen Reihen sind größer als die in der Höhe der Sinneshaare auftretenden, deren eine in Fig. 3 (*sb*), allerdings nicht median getroffen, dargestellt ist.

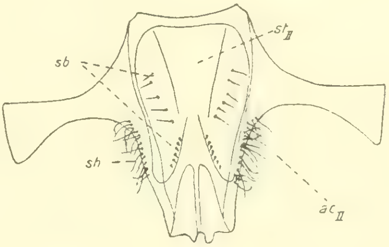


Fig. 89.

Mesosternum vom ♂ Käfer. 13 : 1.

ac_{II}, Gelenkgrube des zweiten Beinpaares; epm_{II}, Epimeron der Mesopleuren; eps_{II}, Episternum der Mesopleuren; *kz*, keulenförmiger Zapfen; *sb*, Sinnesborste; *sh*, Sinneshaar; st_{II}, Sternum des zweiten Thoracalsegmentes.

c. Die Hautsinnesorgane des Metathorax.

Während am Mesothorax die Skeletverhältnisse infolge der Schrägstellung der Pleuren etwas kompliziert waren, sind sie am Metathorax wieder leichter zu erkennen. Dorsal ist das Segment von dem rechteckigen Metanotum (Fig. 90) bedeckt, das seitlich die Alae trägt. Zu beiden Seiten schließen sich ihm die Metapleuren (Fig. 91) an. Diese haben die Form eines rechtwinkligen Dreiecks. Mit der einen Kathete grenzen sie an das Metanotum, mit der anderen an die Gelenkhaut zum Mesothorax. Der Hypotenuse schließt sich das Metasternum (Fig. 92 st_{III}) an, das an diesem Segment fast in derselben Fläche gelegen ist wie die Pleuren. Es ist nach Escher flügelartig. Mit den seitlichen Spitzen erreicht es neben den Pleuren das Notum. An seinem vorderen Teil trägt es einen gabeligen Fortsatz, der sich unter dem ganzen Mesothorax hin erstreckt bis in die Gelenkfalte zwischen Meso- und Prothorax. Eigentümlich ist dem Sternum weiter, daß es mit den mächtigen Coxen des dritten Beinpaares (Fig. 92 cx_{III}) fest verwachsen ist und mit diesem zusammen eine Fläche bildet, die das ganze Segment und den vordersten Teil des Abdomens nach unten abschließt.

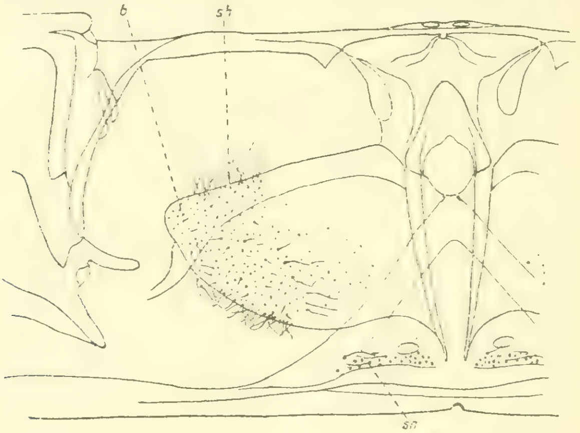


Fig. 90.

Linke Hälfte vom Metanotum des ♂ Käfers. 13 : 1. *b*, Borste; *sh*, Sinneshaar.

Die Anordnung der Sinnesorgane am Metathorax ist äußerst einfach. Das Metanotum (Fig. 90), das, wenn der Käfer nicht gerade fliegt, von den Alae und den Elytren überdeckt ist, zeigt nur in seiner hinteren Hälfte zwei Felder von Sinneshaaren (Fig. 90 u. 4 *sh*) zu beiden Seiten der Medianlinie. Die Haare, die, von der bedeutenderen Länge abgesehen, im chitinösen Bau denen des Mesosternum (Fig. 3 *sh*) ähnlich sind, erweisen sich vor allem durch die unter ihnen gelegenen hellen, chromatinarmen Sinneszellenkerne als Sinnesorgane. Zwischen ihnen scheinen vereinzelt kleine Borsten zu stehen, über deren Sinnescharakter ich nichts ermitteln konnte (Fig. 90 *b*).

An den Metapleuren (Fig. 91) findet sich dicht unter ihrem Ansatz an die Gelenkhaut der Alae ebenfalls ein Feld von Sinneshaaren (*sh*), die denen des Mesosternum vollkommen gleichen (vgl. Fig. 3 *sh*). Außerdem ist der von Euscher als Episternum bezeichnete Teil (Fig. 91 eps_{III})

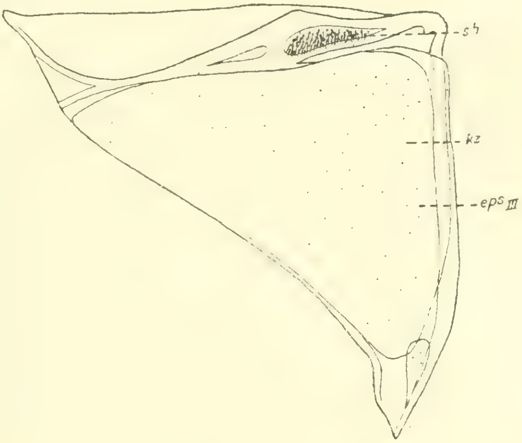


Fig. 91.

Metapleure vom ♂ Käfer. 13 : 1. Am oberen Rand Feld von Sinneshaaren (*sh*). Weitere Abk. s. S. 113.

dicht von keulenförmigen Zapfen (*kz*) besetzt, die dieselbe Form besitzen wie die des Prosternum (Fig. 38).

Auch das Metasternum (Fig. 92 st_{III}) trägt keulenförmige Zapfen (*kz*), die wegen der breiten Form schon bei der allgemeinen Betrachtung der keulenförmigen Zapfen besonders erwähnt wurden (vgl. Fig. 41). Sie ziehen in einem keilförmigen Streifen direkt über die Mitte, den tiefst gelegenen Teil, des Sternum hin. Die größte Breite erreicht der Streifen am vorderen Rande des Skeletteiles. Hier setzt er sich dann, entsprechend verschmälert, auch noch auf den Fortsatz des Sternum fort. Vereinzelt stehen unter den Zapfen am Sternum wie an seinem Fortsatz einzelne Sinneshaare (Fig. 92 *sh*). Zwischen den Sinnesorganen münden in kleinen Chitingrübchen (Fig. 92 *chg*) zahlreiche Drüsenzellen nach außen.

Wir können so wie von dem Cranium auch von den Skeletplatten des Thoraxstammes sagen, daß sie nur mechanisch reizbar sind. Die wenigen hohlen Grubenkegel am Mesoscutellum vermögen nicht, dieses allgemeine Urteil zu beeinflussen, denn sie verschwinden unter der Unmenge von Organen des mechanischen Sinnes so sehr, daß man an eine bedeutende chemische Reizbarkeit der Thoracalplatten nicht glauben kann. Nagel erwähnt auch nichts derartiges. Immerhin ist das Vorkommen, wenn auch nur einzelner Geschmacks- oder Geruchsorgane an dem Thoraxskelet von Interesse.

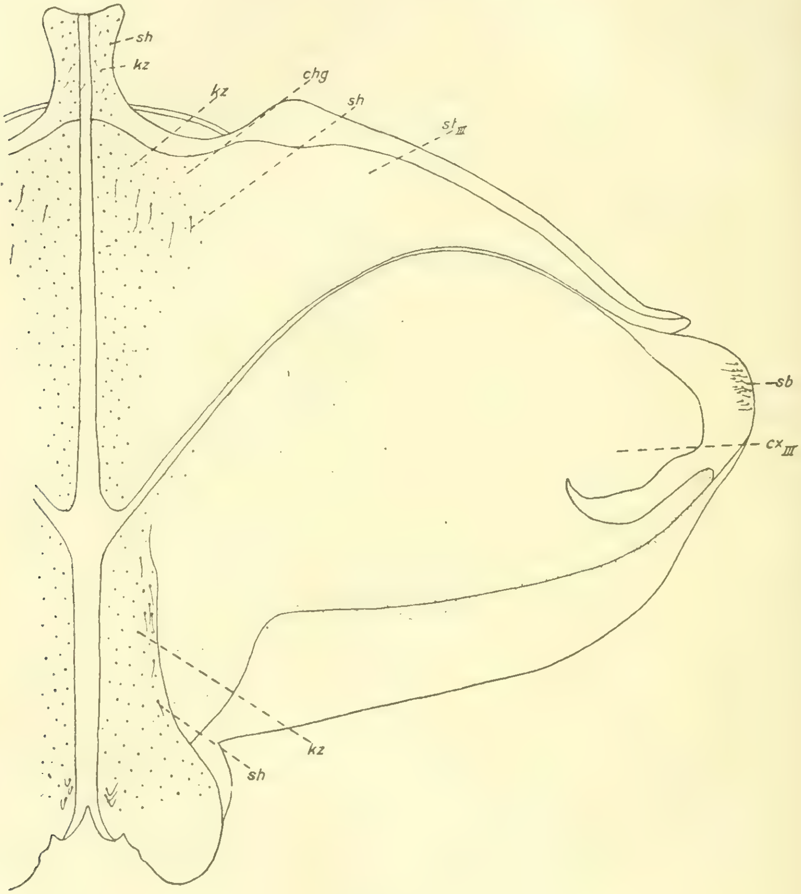


Fig. 92.

Linke Hälfte des Metasternum und linke Coxa des dritten Beinpaares vom ♂ Käfer. *chg*, Chitingrübchen; cx_{III}, Coxa des dritten Beinpaares; *kz*, keulenförmiger Zapfen; *sb*, Sinnesborste; *sh*, Sinneshaar; st_{III}, Sternum des dritten Thoracalsegmentes.

d. Die Hautsinnesorgane der thoracalen Gelenkhäute.

An den beiden Gelenkhäuten zwischen den drei Thoraxsegmenten finden sich sehr interessante Sinnesorgane und zwar im Zusammenhang mit den daselbst gelegenen beiden Paaren von Thoracalstigmen. Es treten hohle Grubenkegel, schlanke Sinneszapfen und einzelne Sinneshaare auf. W. Alt hat bei Beschreibung der Thoracalstigmen von *Dytiscus* die Grubenkegel schon gefunden. Von den Sinneszapfen und Sinneshaaren dagegen erwähnt er nichts.

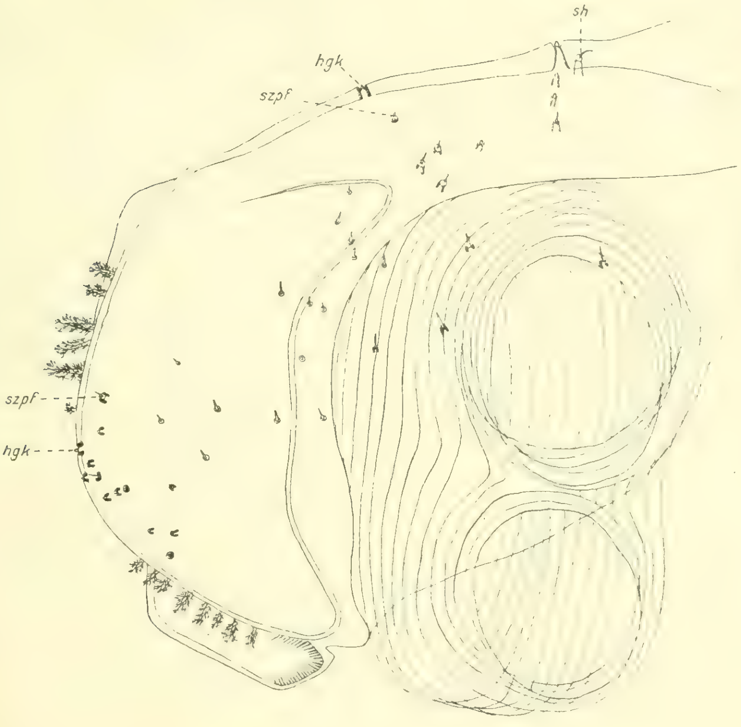


Fig. 93.

Sinnesfeld am ersten Thoracalstigma (Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax). 74 : 1. *hgk*, hohler Grubenkegel; *sh*, Sinneshaar; *szpf*, Sinneszapfen.

Am ersten Thoracalstigma (Fig. 93) sind alle drei Formen von Sinnesorganen vorhanden. Sie stehen an der von der Mediane abgewandten Seitenfläche des nach Alt schornsteinförmigen Stigmas, und zwar besetzen sie nicht nur, wie Alt angibt, einen seitlich der Stigmenöffnung gelegenen Wulst (»Sinneshügel« nach Alt), sondern ziehen von diesem in einem breiten Streifen nach dem dorsal gelegenen Teil des Schornsteins hin. Auf dem Sinneshügel, also dicht neben dem Eingang des Stigmas, herrschen die hohlen Grubenkegel vor (Fig. 93 u. 54 *hgk*). Dort finden sich etwa zehn dieser Kegel. Auf der ganzen seitlichen Fläche fehlen diese dagegen; nur in dem dorsalen Teil des Sinnesfeldes treten sie wieder in kleinerer Zahl (vier bis fünf) auf. Wo sich diese Grubenkegel finden, treten die Sinneszapfen an Zahl zurück. Am Stigmenrand sind nur sehr wenige vorhanden (Fig. 93 u. 28 *szpf*). Dagegen begleiten sie die ganze seitliche Fläche des Stigmas. Insgesamt beträgt ihre Zahl am ersten Thoracalstigma ungefähr 25. In dem dorsalen Teil des Feldes stehen neben ihnen und den wenigen Grubenkegeln zwei bis drei Sinneshaare (Fig. 93 *sh*).

Am zweiten Thoracalstigma (Fig. 94) stehen zu beiden Seiten des ovalen Spaltes reihenförmig angeordnet ausschließlich hohle Grubenkegel (*hgk*) von gleichem Bau wie die am ersten Stigma. Nur sind sie hier zum Teil mit dem eng anliegenden Körperchitin etwas über die Umgebung emporgehoben, was Alt wohl zu der einen nicht ganz richtigen Abbildung verleitete. Ihre Gesamtzahl an diesem Stigma beträgt 13—15.

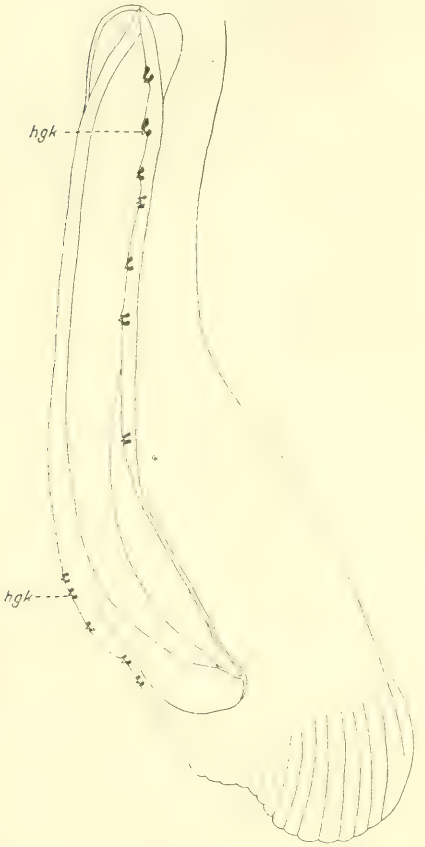


Fig. 94.

Zweites Thoracalstigma (Gelenkhaut zwischen Meso- und Metathorax). 74 : 1. *hgk*, hohle Grubenkegel.

An den Gelenkhäuten finden wir also im Gegensatz zu den Skeletplatten des Thorax in ganz hervorragendem Maße den chemischen Sinn entwickelt, während Organe des mechanischen Sinnes am ersten Thoracalstigma auch noch vorhanden sind, aber am zweiten völlig fehlen. Die Sinneshaare und Sinneszapfen am ersten Stigma sind deshalb von Bedeutung, weil das erste Thoraxsegment gegen das zweite ziemlich beweglich ist, und das Stigma schornsteinartig vorspringt.

Zwischen dem zweiten und dritten Segment, also beim zweiten Stigma, hätten sie keine Bedeutung, da diese beiden Segmente vollkommen unbeweglich miteinander verbunden sind. Die Ausstattung der Umgebung der Stigmen mit Organen des chemischen Sinnes läßt sich leicht erklären; sie haben die Luft zu prüfen, ehe sie in die Stigmen aufgenommen wird.

e. Die Hautsinnesorgane der Beinpaare.

Zwischen den Beinpaaren finden wir in der Verteilung der Sinnesorgane recht weitgehende Übereinstimmung. Nur die Teile, die schon infolge morphologischer Verschiedenheiten von den entsprechenden der anderen Beinpaare unterschieden sind, zeigen auch abweichende Verhältnisse in der Anordnung der Sinnesorgane. Es handelt sich hierbei weniger um die Verteilung an den Tarsalgliedern 1—3 der ersten und zweiten Beinpaare des ♂ (s. Fig. 95 ta_I u. 97 ta_{II}), die gegenüber den anderen Tarsen infolge der Besetzung mit Saugnäpfen mehr oder weniger umgestaltet sind, als um die Verhältnisse an den Coxen der dritten Beinpaare, die, außerordentlich vergrößert und fest mit dem Metasternum verwachsen, wie wir schon hörten, an der ventralen Abgrenzung dieses Thoraxsegmentes teilnehmen (s. Fig. 92 cx_{III}).

Die Coxen der ersten und zweiten Beinpaare (Fig. 95 u. 96 cx_I u. Fig. 97 cx_{II}) zeigen an ihrer Einlenkungsstelle in drei getrennten Feldern Sinneshaare und Sinnesborsten (Fig. 95 u. 97 *sh* u. *sb*). Außerdem sitzen feine Sinnesborsten (Fig. 95—97 *fsb*) an ihrer Oberfläche verteilt. Sie sind an den ersten Beinpaaren so angeordnet, daß sie nur bei Bewegung der Beine in die Gelenkgruben des ersten Thoraxsegmentes zu liegen kommen, beim zweiten Beinpaar liegen sie dagegen schon während der Ruhelage der Beine zum großen Teil in der Gelenkhöhle. An den Coxen des ersten Beinpaares stehen zwischen den Borsten noch Sinneszapfen und massive Grubenkegel (Fig. 95 u. 96 *mgk u. szpf*). Alle diese Organe werden die Funktion haben, den Käfer über die Haltung seiner Beine gegen den Körper zu orientieren, indem sie bei Bewegung der Coxen an der Wandung der Gelenkhöhle anstoßen oder reiben. In sehr geringer Zahl treten an den Coxen der ersten und zweiten Beinpaare kuppelförmige Organe auf, deren Bau in Fig. 66 dargestellt ist. An Schnitten durch die Coxa vom mittleren Beinpaar eines Männchens fand sich auch ein hohler Grubenkegel (Fig. 55). Ob sich solche auch an den Coxen des ersten Beinpaares finden, kann ich nicht bestimmt sagen; es will mir aber wahrscheinlich erscheinen, da Organe des chemischen Sinnes am ganzen Körper verbreitet sein dürften.

Die Coxen des dritten Beinpaares lassen infolge ihrer Verlagerung und Umgestaltung (Fig. 92 cx_{III}) Verhältnisse erkennen, die denen des Metasternum vollkommen gleichen. An dem tiefst gelegenen Teil sitzen neben keulenförmigen Zapfen (Fig. 92 *kz*) einzelne Sinneshaare (Fig. 92 *sh*). Wenige Sinnesborsten finden sich an dem schmalen seitlichen Rand der Coxen, wo diese an das Metanotum ansetzen (Fig. 92 u. 17 *sb*).

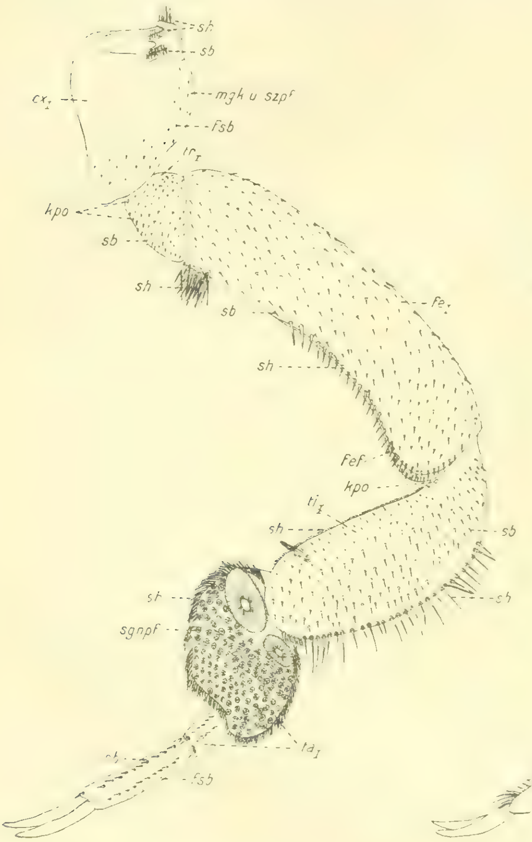

sh
sb
mgk u szpf
cx_I
fsb
tr_I
kpo
sb
sh
sb
fe_I
sh
fef
kpo
ti_I
sh
sb
sh
sgnpf
sh
ta_I
sh
fsb

Fig. 95.

Linkes Bein vom ersten Beinpaar des ♂ Käfers. 11 : 1. Die Tarsalglieder sind aus ihrer natürlichen Lage herausgedreht, um die Haftscheiben sichtbar zu machen.

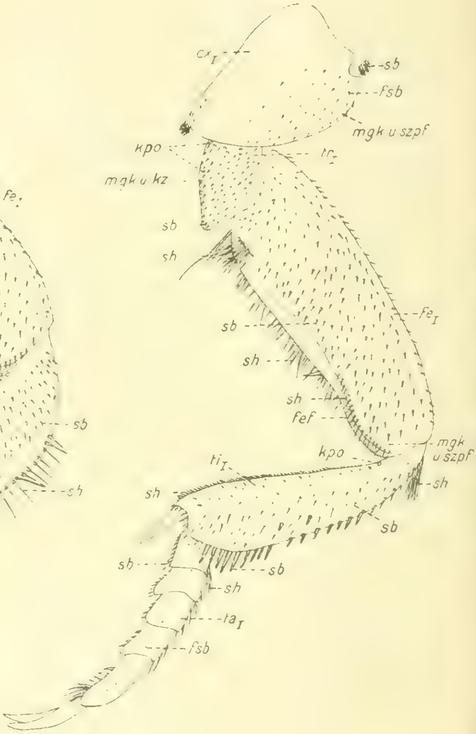

cx_I
sb
fsb
mgk u szpf
kpo
tr_I
mgk u kz
sb
sh
fe_I
sb
sh
sh
fef
mgk u szpf
kpo
sh
ti_I
sh
sb
sb
sb
sh
ta_I
fsb

Fig. 96.

Linkes Bein vom ersten Beinpaar des ♀ Käfers. 11 : 1.

Starke Besetzung mit Sinneshaaren (*sh*) und -borsten (*sb*); am Trochanter kuppelförmige Organe (*kpo*). Weitere Abk. s. S. 113.

Sehr übereinstimmend verhalten sich die Trochanter (Fig. 95 u. 96 tr_I; Fig. 97 tr_{II} u. Fig. 98 tr_{III}). An denen der beiden ersten

Beinpaare fallen vor allem die Sinnesborsten in die Augen, die sie in großer Zahl besetzt halten (Fig. 95—97 *sb*). Am dritten Beinpaar

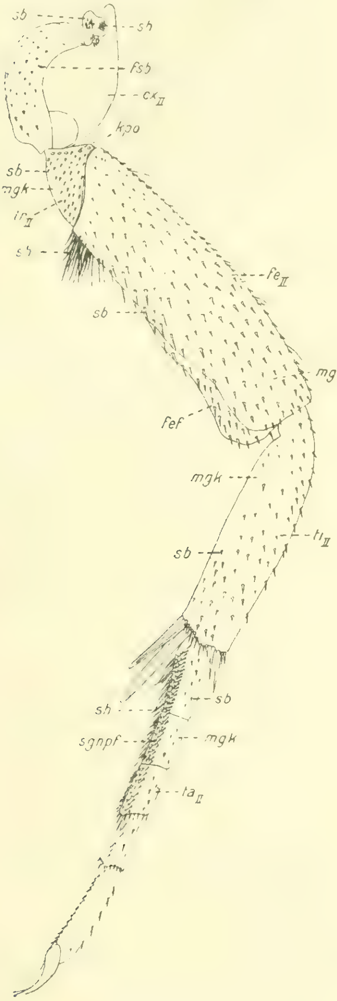

sb
sh
fsb
cx_{II}
kpo
sb
mgk
tr_{II}
sh
fe_{II}
sb
mgk
fef
mgk
ti_{II}
sb
sb
sh
sgnpf
mgk
ta_{II}

Fig. 97.

Linkes Bein vom zweiten Beinpaar des ♂ Käfers. 7 : 1.

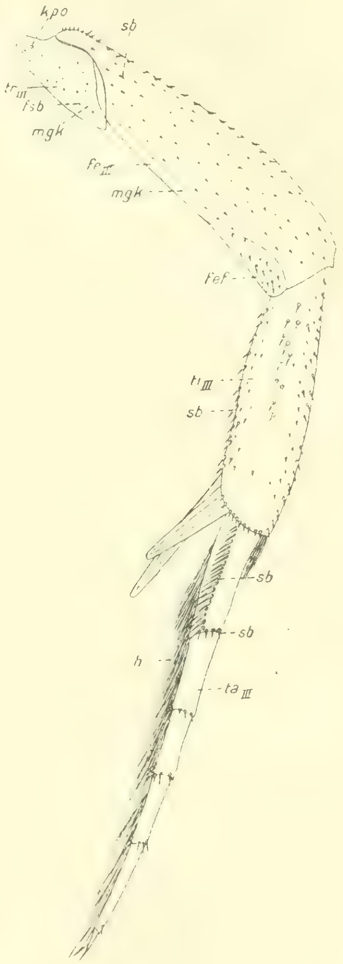

kpo
sb
tr_{III}
fsb
mgk
fe_{III}
mgk
fef
ti_{III}
sb
sb
sb
h
ta_{III}

Fig. 98.

Linkes Bein vom dritten Beinpaar des ♀ Käfers. 7 : 1.

cx_{II}, Coxa des zweiten Beinpaares; fe_{II}, fe_{III}, Femur des zweiten und dritten Beinpaares; ***fef***, Femoralfurche; ***fsb***, feine Sinnesborsten; ***h***, Haar; ***kpo***, kuppelförmiges Organ; ***mgk***, massive Grubenkegel; ***sb***, Sinnesborste; ***sh***, Sinneshaar; ***sgnpf***, Saugnapf; ta_{II}, ta_{III}, Tarsus des zweiten und dritten Beinpaares; ti_{II}, ti_{III}, Tibia des zweiten und dritten Beinpaares; tr_{II}, tr_{III}, Trochanter des zweiten und dritten Beinpaares.

treten sie dagegen zurück. Hier finden wir nur feinere Sinnesborsten (Fig. 98 *fsb*); vor allem überwiegen aber kleine massive Grubenkegel

(Fig. 98 *mgk*), die vereinzelt auch, und mit keulenförmigen Zapfen (vgl. Fig. 40) untermischt, an der Beugeseite der ersten und zweiten Trochanter auftreten (Fig. 96 *mgk u. kz* u. Fig. 97 *mgk*). Äußerst regelmäßig tragen alle Trochanter kuppelförmige Organe (Fig. 95—98 *kpo*), deren Bau in Fig. 68 dargestellt ist. Sie ziehen ziemlich in einer Linie von sechs bis acht (nur an den dritten Beinen sind es weniger) unmittelbar unterhalb des Ansatzes an die Coxa über die ventrale Fläche der Trochanter hin. Am ersten Beinpaar waren sie in geringer Zahl auch an der Beugeseite nachzuweisen. Sie werden, wie die des Kopfes und der Oberseite der Oberlippe beim Schwimmen oder Fliegen jedenfalls von Wichtigkeit sein.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen Femur und Tibia (Fig. 95 u. 96 fe_I u. ti_I; Fig. 97 fe_{II} u. ti_{II}; Fig. 98 fe_{III} u. ti_{III}). Auch hier fallen in erster Linie Borsten auf, die in den Fig. 95—98 mit *sb* bezeichnet sind. An Größe und Stärke sind sie sehr verschieden. Besonders starke stehen an dem distalen Ende der Tibia. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die beiden größten borstenartigen Gebilde, die an der Beugeseite eines jeden Tibiaendes stehen, keine echten Borsten sind, denn sie zeigen an ihrer Wand eine Bekleidung mit der Hypodermis und in ihrem Lumen allerlei zellige Elemente. Diese unechten Borsten, die in Wirklichkeit als Ausstülpungen der Tibien anzusehen sind, haben naturgemäß keine Sinnesfunktion. Von den übrigen Borsten am Tibiaende gilt das, was schon im allgemeinen Teil über das gleichzeitige Vorkommen von Drüsen- und Sinnescharakter an Borsten zu sagen war (vgl. Fig. 23 u. 24 *sb*). Auch von vielen andern Borsten der Tibia und des Femur gilt dasselbe. Ob die Verhältnisse aber durchgängig an allen Borsten dieser Teile so liegen, muß dahingestellt bleiben. Es wäre möglich, daß manchen von ihnen nur Drüsen-, anderen dagegen nur Sinnesfunktion zukäme. Die Bezeichnung aller Borsten als Sinnesborsten muß also mit Vorbehalt eingeführt werden.

Dasselbe gilt von den am ersten und zweiten Beinpaar auftretenden, durch Übergangsformen mit den Borsten verbundenen Haaren (Fig. 95 bis 97 *sh*). Sie stehen in einem Felde am proximalen Ende des Femur und ziehen von dort in einer Reihe über die dorsale Chitinfalte, welche die mediale Femoralfurche (Fig. 95—98 *fef*) begrenzt, nach dem distalen Teil. Am ersten Beinpaar finden sie sich auch an der ventralen Falte, während sie am zweiten noch die Streckseite des Femur begleiten (Fig. 97). Dort finden sie sich auch an der Tibia (Fig. 95 u. 96 *sh*). Am dritten Beinpaar fehlen dem Femur die Haare völlig. Dagegen trägt die Tibia an der Streckseite von den außerordentlich langen

Haaren, die uns dann am Tarsus dieses Beinpaares wieder begegnen, und die von Bedeutung beim Rudern sind. Darum scheint ihnen auch keine Sinnesfunktion zuzukommen. Auch bei den Haaren, die die Streckseite der Tibia begleiten, konnte aus den Zellelementen eine Sinnesfunktion nicht nachgewiesen werden; vielmehr scheinen hier einfache Drüsenhaare vorzuliegen.

In der medialen Femoralfurche und auf deren Rändern sitzen an den ersten Beinpaaren massive Grubenkegel und einzelne massive Sinneszapfen (Fig. 96 *mgk u. szpf*). Diese finden sich, mit kleinen Borsten untermischt, auch an der entsprechenden Stelle des dritten Beinpaares (Fig. 98 *fef*), während an dem zweiten Beinpaare dort nur kleine Borsten auftreten (Fig. 97 *fef*). Diese Organe werden in Funktion treten, wenn die Tibia gegen den Femur in diese Falte eingeschlagen wird. Sonst zeigen sich noch vereinzelt massive Grubenkegel am Femur des dritten und an Femur und Tibia des zweiten Beinpaares (Fig. 98 fe_{III}, *mgk* und Fig. 97 fe_{II} u. ti_{II}, *mgk*).

Sehr bemerkenswert ist vor allem noch das Auftreten kuppelförmiger Organe am Femur der ersten und zweiten Beinpaare. Wegen ihrer Kleinheit gelang es nicht, ihre genauere Lage an Totalpräparaten zu ermitteln, während dies bei den Organen der Trochanter ein leichtes war. Nur auf Schnitten traten die Organe am Femur und zwar in der Gegend der Beugeseite auf, und in Fig. 62 u. 63 sind zwei Bilder dieser Organe gegeben. Am Grunde der Tibia des ersten Beinpaares ließ sich am Totalpräparat ebenfalls je ein Organ feststellen (Fig. 95 u. 96 ti_I, *kpo*). Ihre Bedeutung an Femur und Tibia wird dieselbe sein wie an den Trochantern.

Die Tarsen endlich besitzen, abgesehen von den kuppelförmigen Organen, dieselben Organformen wie Femur und Tibia. Auf die morphologischen Verschiedenheiten der ersten und zweiten Tarsen bei ♂ und ♀ wurde schon hingewiesen (Fig. 95 u. 96 ta_I). Rings um die von den Saugnäpfen bestandene runde Fläche der ersten (Fig. 95 ta_I) und längliche Fläche der zweiten ♂ Tarsen (Fig. 97 ta_{II}) stehen Sinneshaare (Fig. 95 u. 97 *sh*). Beim ♀ finden sich dagegen anstatt der Saugnäpfe zwei Reihen von Sinnesborsten an der Beugeseite dieser Tarsen in ebensolcher Anordnung, wie sie sich dann am vierten und fünften Tarsalglied auch beim ♂ finden (Fig. 95 *sb*). An den distalen Enden der nicht an saugnapftragende Glieder anstoßenden Tarsalglieder mit Ausnahme der letzten stehen Borsten in größerer Zahl. Die Streckseiten tragen bei ♂ und ♀ längere Haare, die in Fig. 96 *sh* am weiblichen Tarsus zu erkennen sind. An den seitlich gelegenen Teilen der

Übersichtstabelle über die Verteilung der Sinnesorgane am Thorax.

	Sinneshaare	Sinnesborsten	Sinneszapfen	Tast- und Geschmacks-zäpfchen	massive Grubenkegel	hohle Grubenkegel	kelchförmige Organe	kuppelförmige Organe
Prothorax	zahlreich	wenig	sehr zahlreich	—	—	—	—	—
	Rand des Pronotum, Prosternum	Vorderrand des Pronotum	Pronotum, Propleuren und Zapfen des Prosternum	—	—	—	—	—
Mesothorax	zahlreich	zahlreich	zahlreich	—	—	sehr wenig	—	—
	Mesosternum, Episternum	Episternum u. Mesosternum	Mesonotum, Mesopleuren	—	—	Mesoscutellum des ♀	—	—
Metathorax	zahlreich	wenig	zahlreich	—	—	—	—	—
	Metanotum, dorsaler Rand der Metapleuren, Metasternum	Metanotum	Metapleuren, Metasternum	—	—	—	—	—
Thoracale Gelenkhäute	4 bis 6	—	etwa 50	—	—	je 26 bis 30	—	—
	Sinnesfeld an den 1. Thoracal-stigmen	—	Sinnesfeld an den 1. Thoracal-stigmen	—	—	an den 1. und 2. Thoracal-stigmen	—	—
1. Beinpaar ♂	zahlreich	sehr zahlreich	wenig	—	wenig	?	—	15 bis 20
	Coxa (2 Felder), Femur, Tibia, Tarsus	an allen Teilen	Coxa, Femoralfurche	—	Coxa, Femoralfurche	Coxa	—	Coxa, Trochanter, Femur, Tibia
1. Beinpaar ♀	wie ♂!	wie ♂!	ziemlich zahlr.	—	ziemlich zahlr.	?	—	
			Coxa, Trochanter, Femoralfurche	—	Coxa, Trochanter, Femoralfurche	Coxa	—	wie ♂!
2. Beinpaar	zahlreich	sehr zahlreich	wenig	—	wenig	1	—	etwa 10
	Coxa, Femur, Tarsus	an allen Teilen	Trochanter, Tarsus	—	Trochanter, Femur, Tibia, Tarsus	Coxa	—	Coxa, Trochanter, Femur
3. Beinpaar	wenig	zahlreich	wenig	—	wenig	—	—	wenig (etwa 2)
	Coxa	Trochanter, Femur, Tibia, Tarsus	Coxa, Femoralfurche	—	Trochanter, Femur, Femoralfurche	—	—	Trochanter

Tarsen finden sich einzelne feine Sinnesborsten (Fig. 95 u. 96 *fsb*) oder massive Grubenkegel (Fig. 97 *mgk*). Diese fehlen den dritten Tarsen vollkommen. Sie tragen, abgesehen von den Borsten am distalen Ende jedes Gliedes, an der dorsalen Fläche lange Ruderhaare (Fig. 98 *h*), wie wir sie schon an der Tibia dieses bei ♂ und ♀ nur an Größe etwas verschiedenen Beines fanden.

3. Die Hautsinnesorgane des Abdomens.

Wie die Thoracalsegmente werden auch die einzelnen Abschnitte des Abdomens von vier Skeletteilen gebildet: einem dorsalen Tergit, zwei seitlichen Pleuren und einem ventralen Sternit. Infolge besonderer Modifizierungen, namentlich wegen der teilweisen Heranziehung mancher Skeletteile zum Genitalapparat, zeigen nicht alle Segmente die vier Teile deutlich. Zum Teil sind, besonders nach dem Thorax hin, einzelne Stücke auch ganz zurückgebildet.

Alle vorhandenen Chitinteile, soweit sie außen am Abdomen gelegen sind, und auch manche, die in den Dienst des Genitalapparates getreten sind und darum nur zeitweise aus ihrer Lage im Innern des Abdomens herausgestülpt werden, zeigen eine Besetzung mit Sinnesorganen.

a. Die Hautsinnesorgane an den äußeren Skeletteilen des Abdomens.

Wir wollen die Verteilung der Sinnesorgane zuerst an den äußerlich am Abdomen gelegenen Skeletteilen ins Auge fassen, brauchen dabei aber nicht segmentweise vorzugehen wie am Thorax, sondern können, da zwischen den entsprechenden Teilen der einzelnen Segmente große Übereinstimmung herrscht, die gesamte Rückendecke, bzw. den gesamten seitlichen Rand, bzw. die gesamte Ventralseite zugleich betrachten.

Die Rückendecke, von den Abdominaltergiten I bis VIII (Fig. 99 *Iat* bis *VIIIat*) gebildet, läßt in dem mittleren, dunkel gefärbten Feld des vorderen Teiles vor allem eine Besetzung mit sehr langen Haaren (*h*) erkennen. Ob diese Haare zu einer Sinnesfunktion oder vielmehr nur zu einer secernierenden Funktion befähigt sind, war auf Grund der Präparate nicht sicher zu ermitteln (vgl. Fig. 5 *h*). An den hinteren Segmenten verschwinden die langen Haare, und an ihre Stelle treten kürzere Sinnesborsten (Fig. 99 *sb*), die besonders am letzten Tergit (*VIIIat*) in großer Zahl stehen. An den seitlichen, hellen, häutigen Teilen der Rückendecke sind in Feldern dicht hinter den Stigmen ebenfalls Sinnesborsten (*sb*) angeordnet, die zum größten Teil, wie auch die des dunklen mittleren Feldes, den gewöhnlichen Bau der Borsten zeigen (vgl. Fig. 16). Zu einem kleinen Teil aber und zwar an den tiefst gelegenen Stellen der seitlichen Tergite, sind sie auf Zapfen besonders erhoben (vgl. Fig. 15).

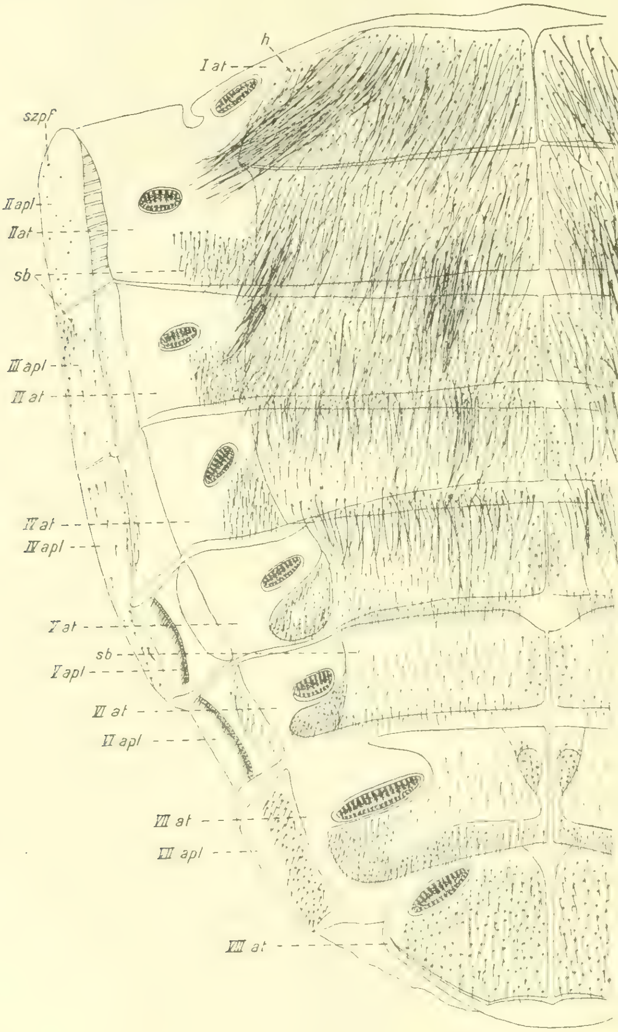

h
I at
szpf
II apl
II at
sb
III apl
III at
IV at
IV apl
V at
sb
V apl
VI at
VI apl
VII at
VII apl
VIII at

Fig. 99.

Linke Hälfte der Rückendecke (Tergite *Iat* bis *VIIIat*) und linke Pleuren (*IIapl* bis *VIIapl*) des Abdomens vom ♂ Käfer. Die Pleuren sind etwas nach oben gebogen, damit sie in dieselbe Ebene mit den Tergiten fallen. 7 : 1. *h*, Haar; *sb*, Sinnesborste; *szpf*, Sinneszapfen.

Organe des chemischen Sinnes, die in der Umgebung der Thoracalstigmen (vgl. Fig. 93 u. 94 *hgk*) vorhanden waren, fehlen an den Abdominalstigmen vollkommen.

An den Seitenrändern des Abdomens (Abdominalpleuren II—VII) (Fig. 99 *IIapl—VIIapl*) treten neben zahlreichen Sinnesborsten (*sb*) mannigfacher Größe und Form (vgl. Fig. 19 u. 20) auch Sinneszapfen auf, und zwar vornehmlich an den vorderen Pleuren (Fig. 99 *szpf*). Teilweise sind es gewöhnliche Sinneszapfen (vgl. Fig. 29 *szpf*), teilweise gehören sie den keulenförmigen Zapfen an, und diese gleichen in ihrem Bau sehr denen der Mesopleuren (vgl. Fig. 34).

Die Ventralseite, von den Abdominalsterniten II—VII (Fig. 100 *IIas—VIIas*) gebildet, zeigt vor allem eine reiche Besetzung mit keulenförmigen Zapfen (Fig. 100 *kz*) von charakteristischer Form (vgl. auch Fig. 39). Daneben stehen in zwei symmetrischen Streifen, nahe der Mittellinie der Ventralseite, einzelne Sinnesborsten (Fig. 100 *sb*). Das schon in Beziehung zum Geschlechtsapparat tretende achte Sternit (Fig. 100 *VIIIas*) trägt ausschließlich Sinnesborsten (*sb*).

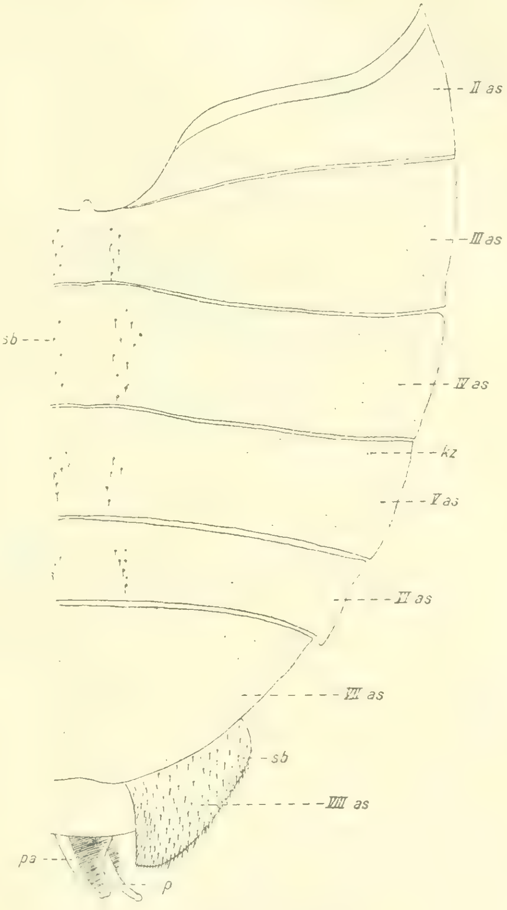


Fig. 100.
Linke Hälfte der Ventralseite (Sternite *IIas* bis *VIIIas*) des Abdomens vom ♂ Käfer. Der Penis (*p*) und die Paramere (*pa*) sind etwas aus dem Körper hervorgezogen. 7 : 1. *kz*, keulenförmige Zapfen; *sb*, Sinnesborste.

So treten an den äußeren Teilen des Abdomens nur Organe des mechanischen Sinnes und zwar nur Tastorgane auf, während kompliziertere Organformen völlig fehlen. An den Geschlechtsorganen werden wir dasselbe finden.

b. Die Hautsinnesorgane des Geschlechtsapparates.

An dem in dem Abdomen ruhenden Geschlechtsapparat, der zum Teil von eingezogenen Teilen der letzten Abdominalsegmente gebildet wird, finden sich beim ♀ und ♂ Käfer ebenfalls Sinnesorgane, die während der Begattung bzw. der Eiablage in Funktion zu treten haben. Beim ♂ Käfer sitzen Sinnesorgane am Penis (Fig. 101 *p*) und den beiden durch das häutige Präputium verbundenen Parameren (Fig. 101 *pa*). Am ♀ Apparat treten sie am Legesäbel (Fig. 102 *ls*) und am distalen Teil der proximal vom Legesäbel einer häutigen Membran (Fig. 102 *mbr*) aufgelagerten Seitenspangen (Fig. 102 *ssp*) entgegen. Die häutige Membran selbst, die die unmittelbare Fortsetzung des Legesäbels bildet, trägt dicht vor ihrem Anschluß an diesen ebenfalls Sinnesorgane.

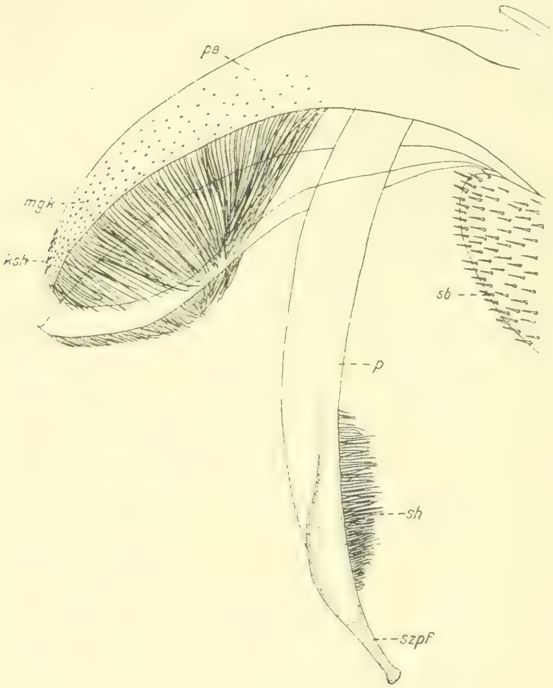


Fig. 101.

Penis (*p*) und Paramer (*pa*) von der Seite gesehen. 11 : 1. Am Penis massive Sinneszapfen (*szpf*); am Paramer massive Grubenkegel (*mgk*). ***ksh***, kurzes, massives Sinneshaar; ***sb***, Sinnesborste; ***sh***, Sinneshaar.

Der Penis (Fig. 101 *p*) ist an seinem inneren Rande von einer dichten Reihe verschieden langer Sinneshaare (*sh*) besetzt. Sie erstrecken sich in der distalen Hälfte, ohne aber die Penisspitze zu erreichen, und sind in der Mitte der Reihe am längsten, während sie nach den beiden Enden an Größe langsam abnehmen. Die Spitze des Penis, einschließlich des länglich runden Penisknopfes, ist über und über von sehr kleinen, schlanken, massiven grubenständigen Zapfen (*szpf*) besät (vgl. auch Fig. 33!). Dieser Besatz zieht sich an dem äußeren Rande des Penis bis zur Geschlechtsöffnung hin und verfolgt dann weiter die Linie, mit der der distale Teil des Penis an den ausklappbaren, der an seiner Spitze die Geschlechtsöffnung bildet, grenzt (s. Fig. 101).

An den Parameren (Fig. 101 *pa*) fallen zuerst die langen Haare in die Augen, die, am unteren Rand ansetzend, den seitlichen Teil des Präputiums begleiten und noch über seinen ventralen Rand hinausragen. Die Seitenfläche der Parameren trägt massive Grubenkegel (*mgk*), die in besonders dunklen, ovalen Feldern eingesenkt stehen. Die Form der Feldchen ist in dem Übersichtsbild zu erkennen, denn die Ovale stellen diese Feldchen dar, während der kleine helle Kreis in ihnen den Kegeln entsprechen würde. An dem oberen Rand mischen sich unter diese Kegel einzelne kurze, breite Sinneshaare (*ksh*) von ähnlicher Form, wie sie uns am Grunde der Mandibeln (vgl. Fig. 76 *schh*) entgegentreten. Wie am Penis, so ist auch an den Parameren die Besetzung mit Sinnesorganen auf die distale Hälfte beschränkt, und an dem Ende selbst ist sie am dichtesten.

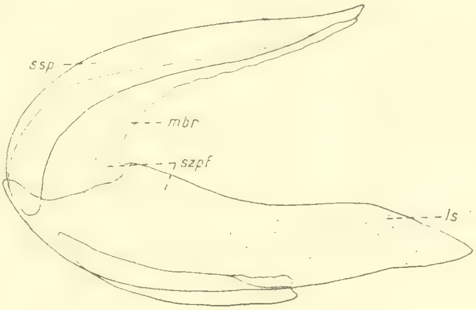


Fig. 102.

Legesäbel (*ls*) und Seitenspangen (*ssp*) von der Seite gesehen. 11:1. *mbr*, chitinöse Membran: *szpf*, Sinneszapfen.

Am Legesäbel (Fig. 102 *ls*) liegen die Verhältnisse anders, indem er an seiner ganzen Oberfläche von Sinnesorganen besetzt ist. Immerhin ist auch hier eine Verdichtung in der Anordnung nach dem Ende hin zu bemerken. Die Organe, die hier stehen, sind wie am Penis massive grubenständige Zapfen (*szpf*). Die tiefe Einsenkung der kleinen Organe in das starke Chitin (vgl. nochmals Fig. 33!) liegt in der Funktion des Penis und Legesäbels begründet. Sie müssen, namentlich

Übersichtstabelle über die Verteilung der verschiedenen Sinnesorgane am Abdomen.

	Sinneshaare	Sinnesborsten	Sinneszapfen	Tast- und Geschmackszäpfchen	massive Grubenkegel	hohle Grubenkegel	kelchförmige Organe	kuppelförmige Organe
Rückendecke (Tergite I—VIII)	zahlreich	zahlreich	—	—	—	—	—	—
	vordere Segmente (mittleres dunkles Feld) ?	hintere Segmente und Felder hinter den Stigmen	—	—	—	—	—	—
Seitliche Ränder (Pleuren II—VII)	—	zahlreich	wenig	—	—	—	—	—
	—	an allen Segmenten, besonders den hinteren	vordere Segmente	—	—	—	—	—
Ventralseite (Sternite II—VIII)	—	zahlreich	zahlreich	—	—	—	—	—
	—	spärlich in 2 Streifen an den Segmenten 2 bis 7, dichtes Feld am Segment 8.	Segmente 2—7	—	—	—	—	—
Geschlechtsapparat	zahlreich	—	zahlreich	—	zahlreich	—	—	—
	Penis, Paramere	—	Penis, Legesäbel, Seitenspangen	—	Paramere	—	—	—

während der Arbeit des Legesäbels, genügend geschützt sein. Und diesen Schutz gibt in Verbindung mit der tiefen Einsenkung namentlich auch die Enge des Porenkanals. An den proximalen Seitenflächen, etwa bis zur Stelle, wo die ♀ Geschlechtsöffnung liegt, wird die Stellung der Organe lichter. Aber ganz am proximalen Ende, wo die häutige Membran (*mbr*) anschließt und die schmalen geschweiften Seitenspangen (*ssp*) überragen, wird sie wieder dichter.

Soweit die Membran (Fig. 102 *mbr*) und die Seitenspangen (Fig. 102 *ssp*) Sinnesorgane tragen, sind es dieselben wie am Legesäbel.

Auch an den Geschlechtsorganen erkennen wir also den vollkommenen Mangel von komplizierteren Organen des mechanischen und allen Organen des chemischen Sinnes. Nur Tastorgane, die auch allein an diesen Teilen von Wichtigkeit sind, finden sich in beträchtlicher Zahl.

D. Zusammenfassung.

1) An dem Körper von *Dytiscus marginalis* L. sind folgende Arten von Hautsinnesorganen zu unterscheiden:

Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneszapfen, Tast- und Geschmackszäpfchen, Grubenkegel (massive und hohle), kelchförmige Organe und kuppelförmige Organe.

2) Dem mechanischen Sinn dienen davon:

Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneszapfen, Tastzäpfchen, massive Grubenkegel, kelchförmige Organe und kuppelförmige Organe.

Und zwar dienen dem Tastsinn die fünf zuerst angeführten Formen, davon die Tastzäpfchen jedenfalls in vollkommenstem Maße. Die kelch- und kuppelförmigen Organe dürften dagegen zur Perception des Wasser- und Luftwiderstandes beim Schwimmen und Fliegen dienen.

3) Dem chemischen Sinn dienen:

Geschmackszäpfchen und hohle Grubenkegel.

Geruchs- und Geschmacksfunktion sind besonders während des Aufenthaltes des Käfers im Wasser kaum zu unterscheiden.

4) Der Kopf trägt alle Formen der Organe des mechanischen und chemischen Sinnes.

Die des mechanischen Sinnes sind an allen Teilen verbreitet, während Organe des chemischen Sinnes nur an den Antennen, den Mundwerkzeugen (Oberlippe, Mandibel, Lobus externus, Palparium, Palpus maxillaris, Palpus labialis) und dem Gaumen (Gaumenplatten und Gaumenzapfen) vorkommen.

Die Antennen sind infolge der reichen Besetzung mit kelchförmigen Organen in erster Linie als Organe des Gleichgewichtssinnes aufzufassen.

Maxillar- und Unterlippentaster müssen infolge der Besetzung ihrer Endglieder mit Tastzäpfchen als die feinsten Tastorgane gelten, wenn sie auch daneben wegen der an ihnen vorhandenen Geschmackszäpfchen und hohlen Grubenkegel empfindliche Organe eines chemischen Sinnes sind.

5) Der Thorax trägt mit Ausnahme der Tast- und Geschmackszäpfchen und der kelchförmigen Organe alle anderen Organformen.

Die des chemischen Sinnes (hohle Grubenkegel) treten aber sehr zurück. Sie finden sich nur an den Thoracalstigmen und den Coxen der beiden ersten Beinpaare; beim ♀ Käfer treten sie in geringer Zahl am Mesoscutellum auf.

In der Anordnung der Organe des mechanischen Sinnes, die sich an allen Teilen finden, zeigt sich am Pronotum (ebenso wie an den hier nicht untersuchten Elytren) ein Geschlechtsdimorphismus, indem das ♀ dort größere Sinnesorgane in dichterer Anordnung trägt als das ♂. — Organe zur Wahrnehmung des Luft- und Wasserdrucks (kuppelförmige Organe) befinden sich nur an den Beinen, vor allem am Trochanter.

6) Das Abdomen trägt an allen seinen Teilen nur Tastorgane und zwar ausschließlich Sinneshaare, Sinnesborsten, Sinneszapfen und massive Grubenkegel.

7) Die chemische Reizbarkeit nimmt also vom Kopf, wo sie am stärksten ist, über den Thorax nach dem Abdomen hin ab und tritt schließlich ganz zurück.

Mechanische Reizbarkeit kommt zwar allen Teilen zu, jedoch sind die komplizierteren Organe des mechanischen Sinnes am Abdomen auch nicht vorhanden.

8) Was den histologischen Aufbau der Hautsinnesorgane angeht, so sprechen die am erwachsenen Käfer gefundenen Bilder im ganzen mehr für die ältere Auffassung (v. Rath) als für die neuere, von Berlese vertretene, indem die Sinneszellen an einem Organ stets gleichartig erscheinen (trichogene und Drüsenzellen sind an den komplizierteren Organen nicht zu unterscheiden), und eine Nervenverzweigung nicht festzustellen war. Allerdings dürfte eine Entscheidung der Frage nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen möglich sein, die hier nicht vorzunehmen waren.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KORSCHELT für die Anregung zu dieser Arbeit und das Interesse, das er mir bei ihrer Ausführung stets entgegenbrachte, meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. ZUR STRASSEN, der mir in liebenswürdiger Weise während der Sommerferien 1910 im zoolog. Laboratorium des SENCKENBERGischen Instituts zu Frankfurt a. Main einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte, zu großem Dank verpflichtet. Auch den Herren Prof. Dr. MEISENHEIMER, Prof. Dr. TÖNNIGES, Dr. KAUTZSCH und Dr. HARMS danke ich für vielerlei Ratschläge, die sie mir während der Ausführung der Untersuchungen zu teil werden ließen.

Marburg i. H., Januar 1912.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. ABSOLON, Über Neamura tenebrarum aus den Höhlen des mährischen Karstes; über die Gattung Tetrodontophora Reuter und einige Sinnesorgane der Collembolen. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.
2. ALT, Über das Respirationssystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. 1912.
3. BERLESE, Gli insetti; Volume primo. Mailand 1909,
4. BETHE, Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.
5. BLUNCK, Bau und Funktion der Haftscheiben von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.
6. — Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. 1. Teil: Die Begattung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.
7. BÖRNER, Über das Antennalorgan III der Collembolen. Zool. Anz. Bd. XXV. 1902.
8. CHILD, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894.
9. — Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. 1894.
10. CLAUS, Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.
11. DEEGENER, Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XXVII. 1909.
12. EUSCHER, Das Chitinskelet von Dytiscus marginalis. Marburg 1910.
13. FREILING, Duftorgane der ♀ Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinsel der ♂. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.
14. GUENTHER, Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb., Abt. Morph. u. Ont. Bd. XIV. 1901.

15. Hamann, Europäische Höhlenfauna. Eine Darstellung der in Höhlen lebenden Tierwelt mit besonderer Berücksichtigung der Höhlenfauna Krains. 1896.
16. — Mitteilungen zur Kenntnis der Höhlenfauna. Zool. Anz. Bd. XXI. 1898.
17. Hauser, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880.
18. Hennings, Zur Biologie der Myriopoden. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.
19. Hicks, On certain sensory organs in Insects hitherto undescribed. Transactions of the Linnean Society, London. Vol. XXIII. 1860.
20. Holmgren, Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens morfologi hos skandinavisken makrolepidopterlarver. Vetenskaps Akademiens Handlingar. Bd. XXVII. 1895.
21. — Die haarbildenden Hautdrüsen bei Raupen. Entomologisk Tidskrift. Bd. XVII. 1896.
22. — Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anatom. Anz. Bd. XII. 1896.
23. Janet, Observations sur les fourmis. Limoges 1904.
24. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
25. Kotte, Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefseedecapoden. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XVII. 1903.
26. Kraepelin, Die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883. Osterprogramm des Johanneums.
27. Leydig, Über Amphipoden und Isopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. 1878.
28. Nagel, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.
29. — Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Bemerkungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibliotheca Zool. Hft. 18. 1894.
30. — Über das Geschmacksorgan der Schmetterlinge. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
31. Packard, A Text-book of Entomology. New-York 1898.
32. vom Rath, Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Inaug.-Diss. Straßburg 1886.
33. — Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
34. — Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI. 1888.
35. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.
36. — Über die von C. Claus beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XV. 1892.
37. — Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berichte d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. IX. 1894.
38. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.

39. Röhler, Die antennalen Sinnesorgane von Tryxalis. Zool. Anz. Bd. XXVIII. 1905.
40. — Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XXII. 1905.
41. — Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz. Bd. XXX. 1906.
42. Ruland, Über die antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI. 1888.
43. Rungius, Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.
44. Schenk, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XVII. 1902.
45. Schön, Bau und Entwicklung des tibialen Chordotonalorgans bei der Honigbiene und bei Ameisen. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXXI. 1911.
46. Schröder, Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XC. 1908.
47. Wasmann, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses bei den Ameisen- und Termitengästen. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. 1903.
48. Weinland, Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. 1890.

Erklärung der Abkürzungen.

ac_{I}, Gelenkgrube des ersten Beinpaares;
ac_{II}, Gelenkgrube des zweiten Beinpaares;
Iapl bis *VIIapl*, Abdominalpleure 1 bis 7;
IIast bis *VIIIast*, Abdominalsternit 2 bis 8;
Iat bis *VIIIat*, Abdominaltergit 1 bis 8;
au, Auge;
b, Borste;
ca, Cardo;
chg, Chitingrübchen;
chk, Chitinkuppel;
chm, Chitinmembran;
chpl, Chitinplatte;
cl, Clypeus;
cx_{I} bis cx_{III}, Coxa des ersten bis dritten Beinpaares;
drg, Drüsenausführungsgang;
drz, Drüsenzelle;
drzk, Drüsenzellenkern;
ep, Epicranium;
epm_{II}, Epimeron der Mesopleuren;
eps_{II}, Episternum der Mesopleuren;
eps_{III}, Episternum der Metapleuren;
fe_{I} bis fe_{III}, Femur des ersten bis dritten Beinpaares;
fef, Femoralfurche;
fo, Foramen occipitale;
fr, Frons;
fsb, feine Sinnesborste;
fszpf, feiner Sinneszapfen;
gk, Grubenkegel;
gpl, Gaumenplatte;
gr, Gelenkgrube;
grs, Grundstück der keulenförmigen Zapfen;
gsz, Geschmackszäpfchen;
gu, Gula;
gz, Gaumenzapfen;
h, Haar;
hgk, hohler Grubenkegel;
hyp, Hypodermis;
hypz, Hypodermiszelle;

hypzk, Hypodermiszellenkern;
k, Kanal;
kk, Kristallkegel;
kkz, Kristallkegelzelle;
km, kuppelförmige Membran;
ko, kelchförmiges Organ;
kpo, kuppelförmiges Organ;
kr, kragenförmige Membran;
ksh, kurzes, massives Sinneshaar;
kz, keulenförmiger Zapfen;
kzk?, Kappenzellkern?;
l, Labrum;
le, Lobus externus;
li, Lobus internus;
lig, Ligula;
ls, Legesäbel;
m, Mentum;
mbr, chitinöse Membran;
mgk, massiver Grubenkegel;
neurk, Neurilemmkern;
nf, Nervenfaser;
p, Penis;
pa, Paramer;
pe, Pedicellus;
pg, Paraglossum;
pigmzk, Pigmentzellkern;
pk, Porenkanal;
pl, Palpus labialis;
pl_I, Pleura des ersten Thoracalsegmentes;
pm, Palparium;
pm?, Polstermasse?;
ret, Retinazelle;
sb, Sinnesborste;
sc, Scapus;
sc_I, Mesoscutellum;
sch, Scheitelnaht;
schh, schuppenförmiges Haar;
scu_I, Mesoscutum;
sgnpf, Saugnapf;
sh, Sinneshaar;
sk, Sinneskuppel;
ssp, Seitenspangen;
st, Stipes;
st_I, Sternum des ersten Thoracalsegmentes;
st_{III}, Sternum des dritten Thoracalsegmentes;
stk, Stiftkörperchen;
sz, Sinneszelle;
szgr, Sinneszellengruppe;
szk, Sinneszellenkern;
szpf, Sinneszapfen;
t, Taster der ersten Maxillen;
ta_I bis ta_{III}, Tarsus des ersten bis dritten Beinpaares;
ti_I bis ti_{III}, Tibia des ersten bis dritten Beinpaares;
tr, Trachee;
tr_I bis tr_{III}, Trochanter des ersten bis dritten Beinpaares;
tst, Terminalstrang;
tz, Tastzäpfchen;
va, Vacuole;
zstr, Centralstrang.

Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung.

Von

Dr. **Max Braun**
(Berlin).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel I und II.

Einleitung.

In der folgenden Arbeit sind die Ergebnisse der Untersuchungen niedergelegt, die ich im Laufe des vergangenen Jahres im Zoologischen Institut der Berliner Universität an den Larven einiger holometabolen Insekten anstellte, um das Verhalten des Mitteldarmepithels dieser Tiere während der periodisch wiederkehrenden Häutungen zu ermitteln. Es lag mir vor allen Dingen daran, festzustellen, ob in der Zeit, wo von der Larve eine neue Cuticula gebildet und die alte abgestoßen wird, das Mitteldarmepithel der Holometabola in der Tat ganz allgemein der Schauplatz so tiefgreifender Veränderungen ist, wie sie fast gleichzeitig VERSON (1897) und MÖBUSZ (1897), jener an der Raupe des Seidenspinners, dieser an den Larven von *Anthrenus* und *Dermestes* konstatiert haben, und ob die allgemeinen Folgerungen, die MÖBUSZ unter Berücksichtigung der von SOMMER (1885) bei einem Collembolen, *Macrotoma plumbea*, gefundenen Verhältnisse an seine Entdeckung knüpft, in ihrem ganzen Umfange aufrecht erhalten werden können oder überhaupt eine Berechtigung haben.

Auf die verschiedenen Secretionsphasen, die das Mitteldarmepithel während der Häutung, die bekanntlich immer eine mehr oder weniger lange Unterbrechung der Nahrungsaufnahme verursacht, durchläuft, bin ich, abgesehen von einigen beiläufigen Bemerkungen, nicht näher eingegangen.

Es handelt sich im folgenden wohlverstanden um das Verhalten des Mitteldarmepithels der Larve während solcher Häutungen, an die sich noch ein weiteres, von dem vorhergehenden nicht wesentlich verschiedenes Larvenstadium anschließt, und die ich nunmehr schlechthin als Häutungen bezeichnen werde, nicht um die letzte Häutung der Larve, die den Beginn der Metamorphose kennzeichnet und somit scharf von den übrigen Häutungen unterschieden ist. Über die Entwicklung des Mitteldarmepithels während dieser letzten Häutung verweise ich auf die Untersuchungen von Rengel (1897), Karawaiew (1899), Deegener (1904, 1908), Russ (1908), Pérez (1910), Poyarcoff (1910) u. a.

Bevor ich näher darauf eingehe, was in der Literatur bisher über die »Mitteldarmhäutung« der Insekten bekannt geworden ist, sei es mir vergönnt, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. F. E. Schulze für die Überlassung eines Arbeitsplatzes meinen Dank auszusprechen. Herzlichen Dank schulde ich ferner dem ersten Assistenten des Instituts, Herrn Prof. Dr. Deegener, nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für den jederzeit bereitwilligst erteilten Rat.

Historisches.

Die früheste Bemerkung, die ich in der Literatur über die Frage, die uns nunmehr genauer beschäftigen wird, gefunden habe, rührt von Frenzel (1882) her, der konstatiert, daß das Mitteldarmepithel der Larve von *Tenebrio molitor* während der Häutung keine wesentliche Veränderung erleide, da der Mitteldarm während dieser Periode im Gegensatz zu Vorder- und Enddarm mit Speise gefüllt sei, eine Begründung, die auf immerhin recht schwachen Füßen steht.

Bereits 3 Jahre später teilte Sommer (1885) in seiner Arbeit über *Macrotoma plumbea* mit, daß das Mitteldarmepithel dieses Collembolen während der Häutungen, die auch das erwachsene Tier noch mehrmals durchzumachen habe, völlig abgestoßen und durch ein neues ersetzt werde, ein Vorgang, der nur dann unterbleibe, wenn der Mitteldarm mit Gregarinen infiziert sei. Auf die Herkunft der Zellen, die das neue Epithel bilden, geht er nicht näher ein, er erwähnt nur, daß sie auf frühen Stadien mit breiter Basis der Tunica propria aufsitzen, während die alten Epithelzellen, »mit ihrem unteren schmaleren Teil zwischen die ersten eingezwängt, mehr in das Lumen des Darmes vorragen«.

Das abgestoßene alte Epithel, das als wurstförmige Masse in dem bereits mit einem neuen wohlausgebildeten Epithel versehenen Mitteldarm liege, findet Sommer von einer deutlichen Membran umgeben, mittels der es in innigem Zusammenhang mit der schon abgelösten alten Chitinintima des Vorder- und Enddarmes steht. Leider hat er keine genaueren Untersuchungen über die Natur dieser eigenartigen Hülle angestellt, so daß ihre Herkunft zunächst noch rätselhaft ist.

Auf den ersten Blick könnte es allerdings scheinen, als ob man hier nach den von A. Schneider (1890) über den Bau des Arthropodendarmes gegebenen Daten die nötigen Aufschlüsse gewinnen sollte. Derselbe beschreibt nämlich als typisch für den Arthropodendarm eine das Mitteldarmepithel nach außen umgebende Chitinschicht, auf der das Epithel ruht und die, an der Übergangsstelle des Mitteldarmes in den Vorder- und Enddarm mit der Chitinintima dieser beiden Darmabschnitte in Verbindung stehend, mit jeder Häutung des Integuments abgestoßen wird.

Wenngleich dieser Satz im vollen Umfange nicht aufrecht erhalten werden kann, ja, in seiner Allgemeinheit direkt als falsch zu bezeichnen ist, ist das Vorhandensein einer basalen Chitinschicht am Mitteldarm für einige Insekten in der Tat nachgewiesen. Bizzozero (1893) und vornehmlich Rengel (1898) beschreiben sie für *Hydrophilus*, *Hydrous*, *Hydrobius* (Imago), und ich habe sie bei *Dermestes lardarius* (Larve) als mächtige Lamelle vorgefunden. (Ob diese als identisch mit der von Möbusz beschriebenen fein gekräuselten chitinigen Basalmembran zu betrachten ist, erscheint fraglich, da getrennt von ihr, weiter peripheriewärts, eine, von Möbusz nicht erwähnte, feine Basalmembran vorhanden ist, deren chitinige Natur ich allerdings nicht nachweisen konnte.)

In beiden Fällen unterliegt sie einer periodischen Abstoßung, die im letzteren Fall mit der Häutung Hand in Hand geht, in beiden Fällen wird auch zu gleicher Zeit das gesamte Mitteldarmepithel entfernt und durch ein neues ersetzt. Die eigentliche, weiter nach außen sich erstreckende Basalmembran (Membrana propria Rengels) wird von der Abstoßung nicht betroffen, ebensowenig wie die zwischen ihr und der basalen Chitinlamelle befindlichen Zellnester, die das Material für das neue Darmepithel liefern. Die Regenerationszellen kommen hier also garnicht mit den eigentlichen, tätigen Epithelzellen in Berührung, wonach eine eventuelle Deutung der von Sommer beschriebenen Membran als abgestoßene Chitinlamelle oder Basalmembran unmöglich wird. Vielleicht ist sie als sekundär nach der Abstoßung des alten Epithels ausgebildete Hülle zu betrachten, wogegen allerdings der innige Zusammenhang mit der Chitinintima des Vorder- und Enddarms spricht.

Ähnlich wie Sommer, aber eingehender und exakter schildert Prowazek (1900) den Verlauf der »Mitteldarmhäutung« bei *Isotoma* *grisea* Lubb. Die kleineren Mutterkeimzellen des Mitteldarmepithels vermehren sich nach ihm auf caryokinetischem Wege und drängen von vorn nach hinten ziemlich unregelmäßig die alten Epithelzellen in das Darmlumen hinaus. Eine Abstoßung der Basalmembran (Tunica propria PROWAZEKS) findet hier natürlich nicht statt. In dem degenerierenden abgestoßenen Epithel findet PROWAZEK eigenartige Kugelgebilde, die er als Ceratohyalinkörnchen auffaßt.

In völlig abweichender Weise vollzieht sich nach FERNALD (1890) bei einem dritten Collembolen, *Anurida maritima*, die »Mitteldarmhäutung«: "In the midgut, just before ecdysis, a peculiar change occurs. The nuclei of the epithelium divide and one of the two that are thus formed in each cell passes towards the free face of the cell, while the other passes towards its base. The cellwalls now become indistinct and delamination occurs, the outer half of each cell beeing thrown off."

Ein durchaus ähnliches Verhalten haben FOLSOM und WELLES bei vier Collembolen, *Tomocerus* (*Macrotoma*) *niger*, *Podura aquatica*, *Isotoma viridis*, *Orchesella cincta*, konstatiert. Hier teilen sich im Beginn der Häutung die Kerne mitotisch, ein gewisser Bruchteil der Tochterkerne wandert nach der freien Zelloberfläche, worauf eine Abstoßung der oberen Schicht des gesamten Mitteldarmepithels mit den darin enthaltenen Kernen erfolgt. In den Zellen des Mitteldarmepithels bemerken nun FOLSOM und WELLES bei den von ihnen untersuchten Collembolen eine größere Anzahl mehr oder weniger umfangreicher, aus konzentrischen Schichten bestehender Körnchen (die Ceratohyalinkörnchen PROWAZEKS?), die bei jeder Häutung mit der abgestoßenen Epithelschicht zusammen aus dem Körper entfernt werden (wie übrigens auch die regelmäßig in größerer Zahl im Darmepithel auftretenden einzelligen Parasiten).

Diese Körnchen sind nach der Auffassung der amerikanischen Autoren nichts anderes als Excretkörner. Das Darmepithel dient nach ihnen bei den der MALPIGHIschen Gefäße entbehrenden Collembolen, abgesehen von seiner gewöhnlichen Tätigkeit, auch noch der Excretion, der Häutungsprozeß, den auch das erwachsene Tier genau so wie das junge durchmachen muß, hat also teilweise die Bedeutung eines excretorischen Vorganges.

Die Darstellung der amerikanischen Forscher weicht ebenso wie ihre Beurteilung der in Frage kommenden Verhältnisse von der durch SOMMER und PROWAZEK vertretenen Ansicht wesentlich ab. Ich werde darauf zum Schluß noch näher eingehen. Während die letztgenannten Autoren die »Mitteldarmhäutung« als »ein Vorstadium der in vieler

Hinsicht etwas komplizierteren Vorgänge bei der Metamorphose der Holometabola« (Prowazek) ansehen, schreiben ihr die ersteren, wie gesagt, excretorische Bedeutung zu. Es bleibt zunächst abzuwarten, welche Auffassung sich als die richtige erweisen wird, oder ob beide werden nebeneinander bestehen können.

Eine wesentliche Unterstützung läßt Möbusz auf Grund seiner Untersuchungen, von denen bereits die Rede war, der von Sommer und Prowazek vertretenen Anschauung zu teil werden. Er fand, daß die Larven von *Anthrenus* und *Dermestes* mit jeder Häutung auch ihr Mitteldarmepithel vollständig erneuern, und nachdem er den Häutungsvorgang, wie er seiner Ansicht nach verlaufen müßte, geschildert hat, sagt er: »Die Metamorphose (in der Puppe) ist sonach nichts weiter als eine intensive Häutung, die Häutung eine abgeschwächte Metamorphose. Beide sind quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden.« Und weiter spricht er den Satz aus: »Häutungen der Ametabola = Larvenhäutungen + Metamorphose der Holometabola.« Wir werden sehen, wie weit wir dieser Auffassung werden beitreten können.

Eine totale Abstoßung, »eine vollständige Abschuppung«, des Mitteldarmepithels findet nach Verson (1897) auch bei den Raupen des Seidenspinners in Zusammenhang mit den Häutungen statt: »Der vollständigen Abschuppung, welche im Laufe jeder einzelnen Larvenperiode nach und nach das gesamte Mitteldarmepithel befällt, — steht eine Massenneubildung von Zellen gegenüber, welche sich ebenso periodisch erneuert (kurz vor jeder Häutung), und von besonderen Nestern embryonaler Zellen in der Schleimhaut ausgeht.«

Da, trotzdem bereits eine größere Anzahl eingehender Untersuchungen über das Mitteldarmepithel der Raupen vorliegt, von einer totalen Abschuppung desselben bisher nicht berichtet wurde, werden wir eine Bestätigung der von Verson vorgetragenen Ansicht abwarten müssen.

Deegener findet bei *Deilephila euphorbiae* (1909) während und nach der Häutung, Dunnough (1909) bei *Chrysopa perla* nach der Häutung die Regenerationszellen stark vermehrt. Trotzdem beide Autoren eine rege Kernteilung in den normalerweise an der Basis liegenden ruhenden Regenerationsinseln annehmen mußten, konnten sie, wie auch Verson, Teilungsfiguren nicht finden.

Schließlich sei noch auf die Untersuchungen von Leue (1911) über die Larve von *Heptagenia sulphurea* hingewiesen. Leue nimmt ein kontinuierliches Wachstum des Mitteldarmes an, herbeigeführt durch die Emission neuer Zellen aus dem hinteren Imaginalring. Bei

Larven, die vor der Häutung stehen, erscheint nach ihm der hintere Abschnitt des Mitteldarmes in Falten gelegt, während er nach der Häutung gestreckt ist.

Hiermit sind unsere bisherigen Kenntnisse über das Verhalten des Mitteldarmes der Insekten während der Häutung erschöpft. Wir sehen, daß wir über die Vorgänge, die sich in diesem Zustande im Mitteldarmepithel abspielen, nur bei den Collembolen einigermaßen genau orientiert sind, während unsere Kenntnisse über die in Frage kommenden Verhältnisse bei den übrigen Insekten äußerst lückenhaft sind und nur auf beiläufigen Mitteilungen beruhen, die, zum Teil anscheinend in Widerspruch miteinander stehend, auf Grund nebenbei gewonnener Resultate gemacht wurden. Hierzu sind auch die Publikationen von Möbusz und Verson zu rechnen. Eingehende Untersuchungen sind über die uns hier beschäftigende Frage, abgesehen von den Collembolen, bisher nicht bekannt geworden.

Noch weniger als über die Insekten sind wir über die sich an die Häutung anschließenden Vorgänge im Mitteldarm anderer Arthropoden orientiert. Hier liegt nur eine kurze Bemerkung v. Raths (1890) vor, der bei *Polydesmus* (*Chilognath*) bei der jedesmaligen Häutung eine Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels konstatieren konnte. Braun (1875) hat in seiner Arbeit über die histologischen Vorgänge bei der Häutung des Flußkrebses den Mitteldarm überhaupt übersehen.

Material und Methode.

Von mir gelangten zur Untersuchung die Larven von sechs Vertretern vier verschiedener Ordnungen der holometabolen Insekten und zwar von den Lepidopteren *Deilephila euphorbiae* und *Hyponomeuta evonymella*, von den Hymenopteren eine zu den Tenthrediniden gehörige Form, *Arge*, von den Dipteren *Calliphora* und von den Coleopteren *Melasoma vigintipunctata* und *Dermestes lardarius*.

Es handelte sich darum, diese Tiere im Zustande der Häutung zu konservieren, ein Zustand, der äußerlich mit Sicherheit nur den Raupen von *Deilephila euphorbiae* anzusehen war. In der Häutung krümmen diese Tiere ihre vordere Körperregion schwach aufwärts, während sie mit den Abdominalfüßen irgendeinen Gegenstand fest umklammern, sei es nun einen Stengel ihrer Futterpflanze, einen zufällig in ihren Behälter hineingeratenen Faden oder irgend etwas anderes. Dabei ziehen sie den Kopf, ihn ventralwärts herunterbiegend, ein, legen die Thoracalgliedmaßen eng an den Körper und strecken sie nach vorn. Nach meiner Erfahrung nehmen sie diese Haltung nur im Zustande der Häutung ein. Zur Konservierung gelangten sie während der letzten, auf die nach einem abermaligen längeren Larvenstadium die Häutung zur Puppe folgt.

Die gesellig lebenden Raupen von *Hyponomeuta evonymella* setzen sich, wenigstens während der ersten drei Häutungen, eng zusammen auf einen Klumpen, trotzdem sie sich dann natürlich nicht alle in demselben Häutungsstadium befinden und sich sogar schon bei der ersten Häutung größere Differenzen bemerkbar machen. Ich habe, wenn ich bemerkte, daß einige Tiere bereits ihre alte Haut abgestreift hatten, einfach eine größere Zahl der übrigen konserviert und so, nachdem ich dies einige Stunden später noch einmal wiederholt hatte, alle nötigen Stadien erhalten.

Ähnlich konnte mit den Larven von *Arge* verfahren werden, die während der ersten Häutung konserviert wurden. Ich fand ihrer etwa 35 auf einem Weidenblatt vereint. Sie stammten aus ein und demselben Gelege und hatten eben erst das Ei verlassen. Als sich einige von ihnen gehäutet hatten, was an ihrer Verfärbung deutlich zu erkennen war, wurden die übrigen konserviert und bei der mikroskopischen Untersuchung sämtlich im Zustande kurz vor und während der Häutung befunden. Äußerlich hatte man ihnen den Häutungszustand nicht ansehen können.

Schwieriger war die Beschaffung des geeigneten Materials bei den Larven von *Calliphora*, die sich durch ihre Lebensweise der direkten Beobachtung entziehen. Die Tiere wurden aus dem Ei gezüchtet. Die weiblichen Fliegen legen bekanntlich ihre Eier in großer Menge in kurzer Zeit ab, so daß die sich entwickelnden Larven, wenn sie unter gleichen Bedingungen gehalten werden, sich immer im ungefähr gleichen Entwicklungszustande befinden; sie wurden vom 2. Tage nach ihrer Geburt ab in Abständen von je 2 Stunden zu mehreren Exemplaren konserviert. Im Alter von 60—80 Stunden machen sie eine Häutung durch, wie der mikroskopische Befund lehrte. Die wievielte es ist und wieviel ihr bis zur Metamorphosenoch folgen, kann ich nicht angeben.

Die Larven von *Melasoma vigintipunctata* wurden ebenfalls aus dem Ei gezüchtet. Eine größere Reihe von Gelegen wurde beobachtet und Tag und Stunde des Ausschlüpfens der ersten Larven aufgezeichnet, ebenso wie der Tag der ersten Häutung, den man nach dem Auftreten der an den Blättern klebenden Exuvien mit Leichtigkeit bestimmen kann. Da die Larven der andern Gelege kurze Zeit, etwa 48 Stunden später, sämtlich das Ei verlassen hatten, wurden aus jedem Gelege, nachdem die zuerst geborenen Larven sich gehäutet hatten, in Abständen von etwa 6 Stunden einige Larven konserviert und so das nötige Material erhalten.

Es beziehen sich also die folgenden Untersuchungen bei *Deil. euph.* auf die letzte Larvenhäutung, bei *Hyp. ev.* auf die erste, zweite und dritte, bei *Arge* und *Melasoma* auf die erste. Bei *Calliphora* konnte nicht festgestellt werden, um die wievielte Häutung es sich handelte, vermutlich war es die zweite oder dritte. Immerhin konnten sämtliche Larven während ein und derselben Häutung untersucht werden.

Dies erwies sich bei den Larven von *Dermestes*, die ebenfalls während der Häutung keine charakteristische Haltung einnehmen, als unmöglich. Die Häutungsstadien wurden so erhalten, daß die Larven isoliert und durch Beobachtung der Abstand zwischen zwei aufeinander folgenden Häutungen ermittelt wurde, ein Verfahren, wie es ähnlich auch Folsom und Welles anwendeten. Es ergab sich, daß die *Dermestes*-Larven mittleren Alters in Abständen von durchschnittlich 5 Tagen ihre Cuticula abstoßen. In den entsprechenden Zeiten nach einer Häutung wurden dann die zur Untersuchung bestimmten Exemplare konserviert. Es mußte also der Verlauf der sich im Mitteldarmepithel während der Häutung abspielenden Vorgänge aus den Befunden an Larven kombiniert werden, die sich nicht im gleichen Alter befanden. Dies Verfahren erschien angebracht, da kaum angenommen werden konnte, daß die zu untersuchenden Prozesse bei den verschiedenen Häutungen sich in verschiedener Weise abspielen sollten. (Bei *Hyp. ev.* ergab sich in der Tat mit Sicherheit die völlige Übereinstimmung der ersten drei Häutungen.) Auch wurde niemals das Mitteldarmepithel der verschiedenen zur Untersuchung gelangten *Dermestes*-Larven in einem Zustande betroffen, der sich nicht ohne weiteres mit den übrigen Resultaten hätte zu einer Reihe vereinigen lassen.

Die Konservierung geschah mit dem Carnoyschen Gemisch (abs. Alk. 6 Teile, Chlorof. 3 Teile, Essigsäure 1 Teil). Nachdem die Larven etwa 3 Minuten in der Konservierungsflüssigkeit belassen worden waren, wurde ihnen der Kopf und die letzten Segmente abgetrennt, um ein besseres Eindringen der Flüssigkeit zu erzielen, worauf sie noch 5—7 Minuten der Einwirkung des Gemisches ausgesetzt blieben.

Als Intermedium zur Überführung in Paraffin wurde Chloroform verwendet.

Die Schnitte wurden in einer Dicke von 7 μ (bzw. 12 μ zur leichteren Auffindung von eventuellen Mitosen) durch das ganze Tier angefertigt, da es wünschenswert erschien, zur Beurteilung des Stadiums, in dem das Tier sich befand, den Grad der Ausbildung der neuen Cuticula vergleichsweise mit heranzuziehen. Bei *Dermestes* erwies es sich, um ein Ausbrechen des sehr spröden Objektes zu verhindern, als nötig, den Block vor der jedesmaligen Anfertigung eines Schnittes mit Mastix-Kollodium zu bestreichen.

Die Färbung geschah mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, eine Methode die sehr gute Dienste leistete. Schnitte von größerer Dicke als $^7/_{1000}\mu$ wurden mit Hämatoxylin nach GRENACHER oder EHRLICH gefärbt. Immer wurde Nachfärbung mit einem Gemisch von Pikrinsäure und Säurefuchsin angewendet (VAN GIESON).

Eigene Untersuchungen.

Kapitel I. Lepidoptera.

A. *Deilephila euphorbiae* L.

Normalstadium.

Der Bau des Mitteldarmepithels der normal ernährten Raupe, die sich nicht gerade im Zustande der Häutung befindet, ist von DEEGENER (1909) genau und eingehend untersucht worden. Ich schließe mich daher hier im wesentlichen der von ihm gegebenen Beschreibung an.

Das Mitteldarmepithel der Raupe von *Deilephila euphorbiae* ist ein dimorphes, aus zwei Zellarten zusammengesetztes, die als Sphärocyten (d. h. solche Zellen, die ihr Secret in Kugelform abscheiden, auch Cylinderzellen genannt) und als Calycocyten (Becherzellen) zu unterscheiden sind. Wenn aus der Betrachtung des normalen Mitteldarmepithels auch zunächst noch nicht hervorgeht, daß es sich hier in der Tat um zwei verschiedene Zellarten, nicht um zwei verschiedene Secretionszustände ein und derselben Zellart handelt, so macht es DEEGENER durch seine Untersuchungen über die Secretion im hohen Grade wahrscheinlich, daß wir es in der Tat mit einem dimorphen Epithel zu tun haben. Es ist mir auf Grund meiner, in ganz anderer Hinsicht angestellten Nachforschungen gelungen, gewisse Daten zugunsten der DEEGENERschen Meinung zu erbringen, der ich somit in vollem Umfange beitrete.

Die Sphärocyten erscheinen im allgemeinen cylindrisch, von nicht sehr großer Höhe, da ihre Hauptachse nur etwa zwei- bis dreimal so lang ist wie die Nebenachse. Ihr Plasma ist von zahlreichen, verschieden starken Fäden durchzogen, die die Richtung von der Basis zur

Zelloberfläche innehalten und nur in der Nähe des Kernes von ihr abweichen. Sie zeigen die Neigung, durch quere Verbindungen ein Netzwerk zu bilden, das vorwiegend unter der Zelloberfläche zur Ausbildung kommt und nur dann nicht zu erkennen ist, wenn die Zelle stark mit feinsten Körnchen erfüllt ist, die ihr ein fast homogenes Aussehen geben können. Solche Körnchen beobachtet man in reichlicher Menge fast immer in der unteren Zellhälfte zwischen Basalmembran und Kern, so daß hier das Linom (Zellgerüst) nur selten hervortritt.

Die Calycocyten zeigen, so weit sie sich nicht gerade im Ruhezustande befinden, eine deutlich ausgebildete Vacuole, die, mehr oder weniger mit einem sich leuchtend gelb (Pikrinsäure) färbenden Secret angefüllt, im allgemeinen apical vom Kern liegt und je nach dem Secretionszustand die Zelle völlig ausfüllt, so daß ihre Wände den Zellwänden eng angelagert sind, oder einen geringeren Raum innerhalb des Zellkörpers einnimmt. Besonders im hinteren Drittel des Darmes bemerkt man häufig solche Calycocyten, die den Vacuoleninhalt in den Darmkanal entleeren, so daß die tiefste Stelle der Vacuole sich hier in halber Zellhöhe befindet (oder noch mehr der oberen Zellgrenze genähert), während dort, wo die Entleerung noch nicht begonnen hat, die Vacuole die Zelle der ganzen Länge nach durchsetzen kann. Die sich nicht gerade im Zustande der Secretbereitung befindenden Becherzellen sind schwer von den Cylinderzellen zu unterscheiden. Sie zeichnen sich durch einen kleineren, mehr basal gelegenen Kern, sowie durch ihr mehr homogenes Plasma aus.

Der Kern der Sphärocyten zeigt verschiedene Formen. Er ist rund oder oval, kann aber auch elliptisch oder oblong erscheinen. Das Chromatin liegt in den meisten Fällen zu einem großen kompakten Klumpen zusammengeballt, in dem irgendwelche Strukturen nicht erkannt werden können, im Centrum, so daß an der Membran eine deutliche, von Chromatin freie Randzone zu bemerken ist. In meinen Präparaten ist die große Mehrzahl der Kerne in dieser Weise gehöft, nur selten ist die Randzone verschwunden und der Kern in annähernd gleichmäßiger Verteilung mit einer mehr oder weniger großen Anzahl gröberer Chromatinkörnchen erfüllt, unter denen immer einige durch ihre Größe und unregelmäßige Gestalt hervortreten, ein Verhalten, das in einem, wenn auch nicht näher erkennbaren Zusammenhange mit dem augenblicklichen Secretionszustande der Zelle steht. Die Kerne liegen in der Mitte der Zelle, oft ein wenig der Basis genähert.

Die ebenfalls meist gehöften, seltener ungehöften Kerne der Calycocyten sind kleiner als die der Sphärocyten und liegen im allgemeinen zwischen der Basalmembran und der Vacuole und zwar meist der Vacuolenwand apponiert oder sie sind unter dem Druck des sich in der Zelle anhäufenden Secretes seitlich an die Zellwand gepreßt.

An seiner Oberfläche trägt das Epithel einen deutlichen Stäbchensaum mit Basalkörnerreihe und extracytärer in der Nähe der Basis des Saumes verlaufender Körnchenreihe. Unterhalb des Stäbchensaumes bemerkt man eine Schicht feiner sich ziemlich dunkel tingierender Körnchen, die bei Anwendung nicht sehr starker Vergrößerung einen homogenen Eindruck erweckt (nutritorische Zone).

An vielen Stellen findet man dem Stäbchensaum aufliegend, im Schnitt rundlich erscheinende, mit Vacuolen durchsetzte Massen, die das Secret der Sphärocyten darstellen (Secretkugeln).

An der Basis des Epithels liegen die Epithelmutterzellen (Imaginalinseln, Regenerationszellen), die über den Darm ziemlich gleichmäßig verteilt sind, aber nur in geringer Zahl vorzukommen scheinen; wenigstens bietet ihre Auffindung mitunter Schwierigkeiten, selbst in gut gefärbten Präparaten. Sie setzen sich nicht immer deutlich gegen das Protoplasma der benachbarten Epithelzellen ab, sind aber im allgemeinen blasser gefärbt und besitzen einen nur kleinen Zellleib, der von dem stets ungehöften Kern mitunter fast vollständig ausgefüllt wird. Sie liegen nie in Gruppen zusammen und sind immer einkernig. Aufsteigende fehlen ganz, in meinen Präparaten lassen sich wenigstens keine Gebilde nachweisen, die man mit Sicherheit als emporwachsende Epithelmutterzellen ansehen könnte.

Häutungsstadium I.

(Fig. 1—4,)

Die Sphärocyten haben bis auf einige, sogleich zu besprechende Deformierungen, die auf die proliferierenden Epithelmutterzellen zurückzuführen sind, ihre normale Gestalt im großen und ganzen nicht geändert. Die Zahl derjenigen, in denen man das Linom infolge reichlichen Vorhandenseins feinster Körnchen nicht erkennen kann, ist hauptsächlich in den vorderen Partien des Mitteldarmes eine große (Fig. 1, 2), während weiter hinten, besonders in der Nähe der Übergangsstelle in den Enddarm, ein wabiges, großmaschiges Netzwerk in der oberen Zellhälfte deutlich hervortritt (Fig. 3, 4); doch sind Abweichungen von den beschriebenen Verhältnissen in allen Darmregionen zu beobachten. Basal zeigen alle Zellen ein homogenes Aussehen, nur bei Anwendung starker Vergrößerung tritt eine feine Strichelung hervor, welche auf die senkrecht zur Basalmembran verlaufenden Sarcolinen zurückzuführen ist. Außerdem sei noch auf Einschlüsse hingewiesen, die sich in der oberen Zellhälfte in Gestalt unregelmäßig geformter lebhaft schwarz gefärbter Körnchen fast überall vorfinden und auch in späteren Stadien bemerkt werden, auf deren Natur ich jedoch hier nicht näher eingehen will; eine irgendwie wesentliche Rolle spielen sie bei den hier in Frage kommenden Verhältnissen nicht.

Die Calycocyten zeigen kein von dem normalen abweichendes Verhalten. Die mehr oder weniger stark ausgebildete Vacuole enthält ein feinkörneliges Secret, das meist einen exzentrischen, seltener zentrischen Hohlraum freiläßt, also den Vacuolenraum nicht immer ganz ausfüllt. Auch hier trifft man wie im normalen Epithel im hinteren Drittel des Darmes vorwiegend solche Calycocyten an, deren Vacuole im oberen Teil der Zelle liegt, so daß sich ihr tiefster Punkt in nur etwa halber Zellhöhe befindet.

Die Kerne beider Zellarten sind durchweg gehöft, nur selten gelangen ungehöfte Kerne zur Ansicht.

Stäbchensaum und nutritorische Zone sind überall gut erhalten, eine Secretkugelabscheidung seitens der Sphärocyten beobachtet man nur in den vorderen und mittleren Partien des Darmes, während weiter hinten die Cylinderzellen sich im Ruhezustande zu befinden scheinen.

Wesentliche Veränderungen sind mit den Epithelmutterzellen vor sich gegangen. An der Basis des Epithels bemerkt man jetzt nicht mehr jene vereinzelten, einkernigen, nur undeutlich erkennbaren »Regenerationsinseln«, wie sie weiter oben für das im normalen Zustand befindliche Epithel beschrieben worden sind. An ihre Stelle sind vielmehr eine große Anzahl deutlich entwickelter Zellen von etwa ein Fünftel bis ein Viertel der Höhe des Epithels getreten, die sich vermöge ihrer dunkleren Färbung scharf gegen die benachbarten Epithelzellen absetzen. Sie sind mehrkernig, seltener einkernig und ragen, mit breiter Basis auf der Basalmembran sitzend, mit scharfer Spitze oder mehr oder weniger abgerundet in das Epithel hinein, dessen auseinandergedrängte Zellen stellenweise basal zusammengedrückt erscheinen und nicht selten von der Basalmembran abgehoben sind (Fig. 2), deren inniger Zusammenhang mit den kleinen Zellen an solchen Stellen deutlich hervortritt.

Diese kleinen Zellen sind nichts anderes als Abkömmlinge der Epithelmutterzellen, die sich durch rege Teilung vermehrt haben und nun zwischen den Epithelzellen, hin und wieder auch innerhalb derselben, emporwachsen. Ihre Proliferation ist stellenweise eine so starke, daß zwischen ihnen nur schmale Streifen der alten Epithelzellen zu erkennen sind (Fig. 3), die so in Verbindung mit der Basalmembran bleiben. Die Kernteilung eilt der Zellteilung voran, so daß mehrkernige bis vielkernige jugendliche Zellen reichlich beobachtet werden, während man einkernige nur verhältnismäßig selten vorfindet. An manchen Stellen, und zwar ganz besonders in den hinteren Partien des Darmes, ist die Kernteilung eine so lebhafte und rasche, daß es hier zur Ausbildung mächtiger »Regenerationssyncytien« kommt (Fig. 4), langgestreckter, in ihrer ganzen Ausdehnung der Basalmembran anhaftender Protoplasmastreifen, in die eine große Anzahl Kerne eingelagert ist. Die Höhe dieser scharf umgrenzten Syncytien, in denen die Kerne eine regelmäßige Anordnung noch nicht erfahren haben, beträgt ebenso wie die der vorher beschriebenen jugendlichen Zellen etwa ein Fünftel bis ein Viertel der Höhe des Epithels.

In ihnen erkennt man häufig Kernteilungsfiguren, aus denen man ersieht, daß die Kerne der »Regenerationsinseln« sich auf caryokinetischem Wege vermehren. Man findet die Mitosen (in reicher Zahl besonders in dickeren Schnitten) sämtlich im Stadium der Metaphase (Mutterstern, Aster) (Fig. 4) oder der Anaphase (Tochtersterne). Andere Teilungszustände habe ich nicht entdecken können, insbesondere war eine Zählung der Chromosomen unmöglich. Die Achse der Kernteilungsfiguren war in allen Fällen nahezu der Richtung der Basalmembran parallel, so daß die aus der Teilung hervorgehenden Tochterkerne die gleiche Entfernung von ihr haben würden.

Der Durchmesser der überall annähernd gleich großen Kerne, die im Schnitt im allgemeinen kreisrund erscheinen, beträgt etwa ein Viertel bis ein Drittel des Durchmessers der Kerne der alten Epithelzellen. Immer sind die Kerne ungehöft, mit einer deutlichen Membran versehen und verhältnismäßig chromatinarm. Im Kernraume bemerkt man neben den nur in geringer Zahl vorkommenden Chromatinkörnchen, unter denen sich einige durch ihre Größe auszeichnen, hier und da ein zartes Gerüst feiner Fädchen, über dessen Aufbau jedoch keine näheren Aufschlüsse zu erzielen waren.

Häutungsstadium II.

(Fig. 5—7.)

Basal zeigt der Leib der Sphärocyten denselben Bau wie bei Stadium I. In der oberen Zellhälfte tritt jedoch besonders in den vorderen Partien (Fig. 5) das Linom in Form eines unregelmäßigen, mehr oder weniger groben wabigen Netzwerkes deutlich hervor, während es weiter hinten überhaupt nicht erkennbar oder sehr feinmaschig ist, da hier eine große Zahl eingelagerter feinster Körnchen der Zelle ein fast homogenes Aussehen verleiht (Fig. 6).

Über die Calycocyten ist im allgemeinen nichts neues zu sagen, nur erscheinen die Vacuolen im hinteren Teil des Mitteldarmes verkleinert.

Die Kerne beider Zellarten weisen nach Lage und Bau keine Veränderungen auf.

Die nutritorische Zone ist noch überall vorhanden. An einigen Stellen ist sie mitsamt dem meist wohlerhaltenen und nur selten stellenweise deformierten Stäbchensaum von dem übrigen Teil der Zelle ein wenig abgehoben, so daß zwischen ihr und dem Zellleib eine Lücke auftritt, in die man hier und da Teile des Linoms hineinragen sieht.

Eine Secretkugelabscheidung wird nur in den hinteren Partien des Mitteldarmes beobachtet.

Ganz vereinzelt bemerkt man in dem Raum zwischen Stäbchensaum und peritrophischer Membran aus dem Epithelverbande ausgestoßene Zellen, die sich durch den Besitz des Kernes leicht von den Secretkugeln unterscheiden lassen.

Die Epithelmutterzellen haben jetzt nahezu die halbe Höhe des Epithels erreicht. Sie erscheinen in den hinteren Partien des Mitteldarmes ein wenig niedriger als in den vorderen und zeichnen sich überall durch die dunklere Färbung ihres Plasmas vor den heller tingierten alten Epithelzellen aus, die unter dem Druck der jugendlichen emporwachsenden Elemente die mannigfachsten Deformierungen erleiden und nicht selten, an der Basis seitlich zusammengedrückt, kolbenförmige Gestalt annehmen.

Die im Stadium I auftretenden, durch starke Kernvermehrung in den »Regenerationsinseln« gebildeten Syncytien sind größtenteils verschwunden und an ihre Stelle Lagen dicht aneinander gedrängter Zellen getreten (Fig. 6), die gegeneinander deutlich abgegrenzt sind; wo sie noch vorhanden sind, zeigen die Kerne eine regelmäßige Anordnung in einer der Richtung der Basalmembran parallelenReihe, die sich in etwa halber Höhe des Syncytimus dahinzieht.

Vielkernige Epithelmutterzellen werden in der Regel nicht mehr beobachtet, meist weisen sie nur einen, mitunter, und zwar besonders in dem hinteren Drittel des Mitteldarmes, zwei Kerne auf, von denen der eine basal, der andre in halber Höhe der Zelle liegt.

Die Kerne sind teils ungehöft, teils gehöft, auch beobachtet man in reichlicher Zahl alle möglichen Übergänge zwischen diesen beiden Formen. Bei einigen liegen im Kernraum neben einem oder mehreren größeren einzelne kleinere Chromatinkörnchen (Fig. 7*a*), bei anderen erscheinen diese vermehrt, lassen aber noch keine regelmäßige Anordnung erkennen (Fig. 7*b*), bei noch anderen liegen sie in großer Zahl im Centrum des Kernes zusammengedrängt um ein größeres Chromatinkörnchen herum (Nucleolus?), so daß ein heller Ringhof schon hervortritt (Fig. 7*c*), bis sich schließlich die gehöfte Kernform in ihrer reinen Gestalt ausbildet, in der die körnelige Struktur des Chromatins nicht mehr erkennbar ist (Fig. 7*d*).

Durch den Besitz eines gehöften Kernes sind in der Regel die einkernigen Mutterzellen ausgezeichnet, in den mit zwei Kernen versehenen erweist sich der basal liegende, jugendliche Charaktere bewahrend, als ungehöft, der emporgerückte, in halber Zellhöhe befindliche, als gehöft. Doch werden solche auch an der Basis vorgefunden. Eine Größenzunahme der Kerne läßt sich gegen das vorhergehende Stadium nicht konstatieren.

Mitunter beobachtet man, daß einzelne Regenerationszellen mit ihrem unteren kuppenförmigen Teil, die Basalmembran vor sich her wölbend, in das umliegende Bindegewebe hineinragen oder ganz aus dem Epithel hinausgedrängt sind, wozu wohl die Druckverhältnisse im Epithel Veranlassung gegeben haben.

Kernteilungsfiguren werden hier ebensowenig wie in den weiter zu beschreibenden Stadien gefunden.

Häutungsstadium III.

(Fig. 8—10.)

Die Sphärocyten, deren Linom nur noch an wenigen, den vorderen Darmpartien angehörigen Stellen als ein engmaschiges Netzwerk erkennbar wird, erscheinen ebenso wie die Calycocyten unter dem Druck der mächtig aufstrebenden jugendlichen Elemente mitunter stark deformiert (Fig. 8). Ihre Nebenachse kann bis auf ein Viertel der ursprünglichen Länge reduziert sein, so daß die Zelle schmaler und höher erscheint. Nicht selten ist ihr oberer Teil blasenförmig in das Darmlumen vorgetrieben.

Die Kerne beider Zellarten sind nach wie vor durchweg gehöft, von mittelständiger Lage, teilweise, wo die Zellen basal zusammengedrückt sind, in die obere Zellhälfte verschoben.

Die Anzahl der für das vorhergehende Stadium beschriebenen intracytären Lücken, die durch eine Abhebung des Stäbchensaumes mit der nutritorischen Zone von dem übrigen Teil der Zelle hervorgerufen wurden, hat sich beträchtlich vergrößert, sie sind aber auf die vordere Hälfte des Darmes beschränkt. Der Stäbchensaum ist übrigens stellenweise deformiert, mitunter sogar verschwunden.

Die Sphärocyten befinden sich im allgemeinen im Zustande der Ruhe, nur ganz hinten im Darm findet noch eine Abschnürung von Secretkugeln statt.

Aus dem Epithelverbande in das Darmlumen abgestoßene Zellen fehlen ganz.

Die Epithelzellen, die durchschnittlich etwa drei Viertel der Höhe des Epithels erreicht haben und im hinteren Teil des Mitteldarmes etwas niedriger erscheinen (es sind daneben auch noch kleinere, weiter im Wachstum zurückgebliebene vorhanden), sind mitunter durch einen zarten Ausläufer ihres Körpers, der sich vermöge seiner dunkleren Färbung von dem Protoplasma der umliegenden Zellen deutlich abhebt, mit der freien Oberfläche des Epithels verbunden. Sie weisen sämtlich einen gehöften Kern auf, dessen Durchmesser etwa dem der Calycocytenkerne gleichkommt, daneben gelangt häufig, und zwar besonders hinten, noch ein basal gelegener ungehöfter Kern zur Beobachtung (Fig. 9).

Die im Stadium II. noch, wenn auch spärlich, auftretenden Syncytien an der Basis des Epithels sind nunmehr durchaus verschwunden. Überall sind die jugendlichen Zellen scharf gegeneinander abgegrenzt, vielfach die Reihen ihrer regelmäßig angeordneten Kerne, die etwa in halber Höhe zwischen denen der alten Zellen und der Basalmembran liegen, deutlich zu erkennen.

Es fallen in diesem Stadium eine größere Anzahl gehöfter Kerne durch ihre Lage nahe der Basalmembran auf, ein Verhalten, das, wenn auch in geringerem Grade, schon im vorhergehenden Stadium konstatiert werden konnte. Vielfach mag diese Annäherung an die Basis eine Folge der durch die proliferierenden Epithelmutterzellen verursachten Druckverhältnisse sein, in einigen Fällen läßt sich mit Sicherheit ein anderer Grund angeben. Diese basal liegenbleibenden, in früheren Stadien noch ungehöften, nunmehr zum größten Teil gehöften Kerne, sind nicht mit der weit beträchtlicheren Zahl derjenigen zu verwechseln, die zunächst noch embryonale Charaktere bewahren, ihre basale Lage nicht aufgeben und unschwer als die Kerne der künftigen »Regenerationsinseln« erkannt werden können. Sie stellen vielmehr die Kerne jugendlicher Calycocyten dar. In dem zu ihnen gehörenden Zellleib bemerkt man bei nicht wenigen von ihnen axialwärts eine gelbliche Färbung, die auf die allmähliche Bildung des den Calycocyten eigentümlichen acidophilen und sich daher mit Pikrinsäure lebhaft gelbfärbenden Secretes zurückzuführen ist. In einigen Fällen ist es sogar schon zur Ausbildung einer deutlichen Vacuole gekommen (Fig. 10). Daß nicht alle jugendlichen Elemente, die dazu bestimmt sind, zu Calycocyten zu werden, auf diesem Stadium bereits mit der Bildung des Secretes beginnen, ist leicht verständlich, da von einer Verwertung desselben zunächst noch keine Rede sein kann. Jugendliche Calycocyten habe ich besonders in der vorderen Hälfte des Mitteldarmes zu Gesicht bekommen.

Schließlich will ich nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, daß auch in diesem Stadium wieder Regenerationszellen beobachtet werden, die aus dem Epithel basal herausgedrängt worden sind und in dem Raum zwischen dem Epithel und der mitunter abgehobenen Basalmembran liegen, die stellenweise anscheinend zerrissen ist.

Stadium IV.

(Unmittelbar nach der Häutung. Fig. 11.)

Das Linom ist in den Sphärocyten auch in der oberen Zellhälfte nirgends mehr mit Sicherheit zu erkennen, nur hier und da tritt in dem sonst homogen erscheinenden Zellleib apicalwärts ein undeutliches Netzwerk auf.

Die Vacuole der Calycocyten ist, besonders nach dem hinteren Darmende zu, bedeutend verkleinert.

Die durchaus ungehöften Kerne liegen, da die Zellen sämtlich basal stark zusammengedrückt erscheinen und mitunter kolbenförmige Gestalt annehmen, in der oberen Zellhälfte, dem apicalen Pole genähert.

Die Abhebung des Stäbchensaumes hat weitere Fortschritte gemacht. Vielfach sind benachbarte intracytäre Lücken zu einem größeren freien Raume zwischen dem in das Darmlumen vorgetriebenen Stäbchensaum, mit dem die nutritorische Zone in enger Verbindung geblieben ist, und den übrig bleibenden Zellteilen verschmolzen. Diese Abhebung ist nicht mehr auf die vorderen Darmpartien beschränkt, sondern findet sich über das ganze Epithel verteilt.

Secretkugeln werden nur noch ganz vereinzelt im hintersten Abschnitt des Mitteldarmes beobachtet.

Aus dem Epithel in das Darmlumen ausgestoßene Zellen fehlen vollständig.

Die Epithelmutterzellen haben jetzt fast ohne Ausnahme die Höhe des Epithels erreicht. Ihre Kerne sind gehöft, erscheinen aber kleiner, im Durchmesser etwa halb so groß wie die Kerne der alten Cylinderzellen und liegen mehr basal, in etwa ein Drittel der Zellhöhe. Die jugendlichen Zellen sind also im allgemeinen verhältnismäßig deutlich von den alten Zellen des Epithels verschieden und zeichnen sich vor diesen durch eine, im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Stadien blassere Färbung ihres Plasmas aus; immerhin aber trifft man nicht allzu selten auf Elemente, bei denen man im Zweifel sein könnte, ob es sich um jugendliche oder alte Zellen handelt.

Ebenso ist nicht immer genau festzustellen, ob diejenigen Zellen, die sich durch einen basal liegenden Kern, sowie stellenweis gelbliche Färbung ihres Leibes von den übrigen unterscheiden, jugendliche Calycocyten sind, die nun zum erstenmal ihre secretbereitende Tätigkeit ausüben, oder ältere, bisher nur im Ruhezustand befindliche, die nunmehr in eine neue Secretionsphase eintreten.

Ungehöfte Kerne werden nur noch selten beobachtet; wo sie vorkommen, liegen sie basal und heben sich nur undeutlich von dem umliegenden Protoplasma ab.

Der Mitteldarm einer anderen Raupe, die ebenfalls unmittelbar nach dem Verlassen der alten Haut konserviert worden war, befand sich in einem etwas früheren Zustande als der eben beschriebene. Die Entwicklung der intracytären Lücken zwischen Stäbchensaum und Zellleib war nicht so weit vorgerückt und nur auf die vordere Darmhälfte beschränkt. Die Secretkugelbildung seitens der Sphärocyten war im hinteren Darmabschnitt eine sehr lebhafte. Nur in bezug auf die Ausbildung der Epithelmutterzellen stimmte der Zustand des Mitteldarmes dieser Raupe mit dem vorhergehenden nahezu völlig überein.

Zusammenfassung.

Wenn die Raupe mit dem Beginn der Abscheidung einer neuen Cuticula in jenen eigentümlichen Ruhezustand eintritt, den ich in der Einleitung geschildert habe, beginnt in den Regenerationszellen[1] eine Periode lebhafter, auf caryokinetischem Wege verlaufender Kernteilungen, die (in allerdings zunächst minder hohem Maße) von Zellteilungen begleitet, zu einer starken Vermehrung der Regenerationszellen führen. Während in den vorderen Partien des Mitteldarmepithels die jugendlichen Zellen unter Vergrößerung ihres Leibes und Emporrücken des Kernes bereits in die Höhe zu wachsen beginnen, dauern hinten die Kernteilungen noch an, so daß es hier, da der Kernteilung nicht immer direkt die Zellteilung folgt, zur Ausbildung von »Regenerationssyncytien« kommt, in denen die Kerne zunächst noch wirr durcheinander liegen. Allmählich jedoch ordnen sie sich in einer Reihe an und bald folgt die Zerteilung jedes Syncytiums in eine Lage dichtgedrängter Zellen.

---

[1] Für den vorliegenden Fall wäre vielleicht besser: Epithelmutterzellen. Doch kann der kürzere Ausdruck »Regenerationszellen« beibehalten werden in Hinblick auf die Tätigkeit der in Frage kommenden Gebilde während der Metamorphose, wo sie das abgestoßene Mitteldarmepithel zu ersetzen haben.

Es eilt in der Höhe der Ausbildung der Epithelmutterzellen die vordere Darmhälfte immer der hinteren um ein weniges voraus, während in der letzteren Region des Darmes eine ungleich größere Zahl derselben zur Entwicklung gelangt.

Mit der Größenzunahme der jugendlichen, sich zwischen die alten Zellen des Epithels einschiebenden Elemente verlieren deren Kerne ihre embryonalen Charaktere. Das anfänglich in Form mehr oder weniger großer Körnchen im ganzen Kernraum unregelmäßig verteilte und nur spärlich vorhandene Chromatin erfährt bald eine Vermehrung und zerteilt sich gleichzeitig in viele sehr feine Partikelchen, die sich im Centrum ansammeln, so daß zwischen dem central angeordneten Chromatin und der Kernmembran ein lichter ringförmiger Raum entsteht, in dem keine färbbare Substanz vorhanden ist. So gehen aus den ungehöften die gehöften Kerne hervor.

Doch nehmen an dieser Umwandlung nicht alle Kerne teil. Viele bewahren vielmehr ihre embryonalen Charaktere und bleiben von vornherein basal liegen. Sie dienen zur Ausbildung der neuen Regenerationszellen. Im weiteren Verlaufe der Häutung werden sie immer undeutlicher und weniger scharf begrenzt, bis sie schließlich nur noch schwer erkannt werden können und anscheinend nur noch vereinzelt im Mitteldarmepithel vorkommen.

Inzwischen ist auch eine Differenzierung in der Lagerung der gehöften Kerne bemerkbar geworden, von denen einige ebenfalls basal liegen bleiben. Abgesehen von denen, die durch irgendwelche Druckverhältnisse dazu gezwungen werden, dürfen wir in ihnen die Kerne jugendlicher Calycocyten sehen, wie die in manchen Fällen schon frühzeitige Bildung des Secretes und einer Vacuole in dem zugehörigen Zellleib beweist.

Ob nun die Regenerationsinseln von vornherein dazu bestimmt sind, entweder nur Calycocyten oder Sphärocyten zu liefern, oder ob zunächst aus ihnen indifferente Gebilde hervorgehen, die sich auf irgendeinen Anreiz hin in jene beiden Zellarten differenzieren können, ist aus dem morphologischen Bau der Regenerationsinseln und ihrer jugendlichen Nachkommen nicht zu schließen, da dieselben sich äußerlich nicht voneinander unterscheiden oder doch wenigstens nicht in so charakteristischer Weise, daß es erlaubt wäre, sie etwa in zwei Arten einzuteilen. Es genügt der Hinweis, daß unter eigenartiger Verlagerung des Kernes, der sich in dieser Beziehung ganz anders verhält als seine unter anscheinend genau denselben Bedingungen existierenden nächsten Nachbarn, gewisse jugendliche Zellen auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium sich als Calycocyten erweisen, es genügt dieser Hinweis, sage ich, um die Vermutung auszusprechen, daß die Regenerationsinseln determiniert sind, aus sich entweder die eine oder die andre Zellart hervorgehen zu lassen, so daß wir in der Tat berechtigt wären, das Mitteldarmepithel der Raupe von *Deilephila euphorbiae* und damit überhaupt der Lepidopterenlarven als ein dimorphes anzusehen.

Gegen das Ende der Häutung haben die jugendlichen Zellen ihre volle Höhe erreicht, wenn auch ihr Kern zunächst noch mehr basal liegt und kleiner ist als der normaler Epithelzellen.

Die weiteren Wachstumsvorgänge im Mitteldarm, die nach dem Verlassen der Haut vor sich gehen, beschränken sich darauf, den jungen Zellen sowohl als den alten, von ihnen seitlich komprimierten, auch in der Richtung der Nebenachse die normale Dimension zu verleihen. Auf diese Art und Weise wird ohne Einschiebung jugendlicher Elemente, die in der Zeit zwischen zwei Häutungen bei der Raupe von *Deilephila* nicht beobachtet wird und auch wahrscheinlich garnicht oder nur in sehr geringem Umfange stattfindet, eine Verlängerung des gesamten Mitteldarmes herbeigeführt. Da die Wand dieses Darmabschnittes bei unserer Raupe normalerweise in mannigfacher Art gefaltet erscheint, ist es nicht möglich festzustellen, ob sie während der Häutung infolge der intensiven Proliferation der Epithelmutterzellen noch weiter in Falten gelegt wird, die dann nach Abstreifung der alten Cuticula zur weiteren Verlängerung des Mitteldarmes bis zu einem gewissen Grade ausgeglättet werden könnten; doch ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, um so mehr als wir gesehen haben, daß es während der Häutung zu einem mehr oder minder umfangreichen Zerreißen der Basalmembran kommt (Stadium III, mangelhafte Konservierung?).

Wir haben gesehen, daß im Verlaufe der Häutung, von einigen geringfügigen Unregelmäßigkeiten abgesehen, das Gerüst der Sphärocyten in der vorderen Hälfte des Mitteldarmes zunächst garnicht oder nur undeutlich erkennbar ist, daß es später klarer hervortritt, um gegen Schluß der Häutungsperiode wieder zu verschwinden. In der hinteren Hälfte jedoch erscheint es zu Anfang derselben wohlausgebildet, verliert sich dann aber bald, um bis zum Schluß nicht mehr erkennbar zu werden.

Die Ursachen für dies Verhalten der Sphärocyten liegen erstens in ihrer secernierenden Tätigkeit, zweitens aber auch in den durch die Proliferation der Epithelmutterzellen geschaffenen Druckverhältnissen. Wir haben gesehen, daß schon ganz jugendliche Elemente auf einem sehr frühen Stadium ihrer Entwicklung die alten Zellen des Epithels basal zusammenzudrücken vermögen, daß diese im weiteren Verlaufe teilweise kolbenförmige Gestalt anzunehmen gezwungen sind und bei einigen sogar der obere Teil blasenförmig in das Darmlumen vorgetrieben erscheint, worauf vielleicht eine von mir allerdings nicht beobachtete Abschnürung desselben erfolgt. Mitunter ist dann gegen Schluß der Häutung die Nebenachse der Cylinderzellen bis auf ein Viertel ihrer ursprünglichen Länge reduziert.

Gleichzeitig mit dieser Komprimierung erfolgt die Abscheidung des in den Sphärocyten enthaltenen Secretes, ein Prozeß, der im Mitteldarm von vorn nach hinten verläuft (siehe auch Deegener [1909]) und erst gegen das Ende des Häutungszustandes beendet erscheint. Zu Beginn treffen wir die Zellen der vorderen Hälfte des Darmes in lebhafter Secretion. Jedoch enthalten die meisten noch ihr Secret, so daß ihr Linom nur undeutlich erkennbar ist, während einige, die ihren Inhalt bereits in das Darmlumen entleert haben, ein wohlausgebildetes Gerüstwerk zeigen, welches in den Zellen der hinteren Darmhälfte, wo keine Secretkugeln angetroffen werden, fast überall deutlich erkennbar ist. Hier ist also, bevor die Raupe in den Häutungszustand eingetreten ist, eine lebhafte Ausscheidung des Secretes vor sich gegangen, das nun wieder neu gebildet wird und in einigen Zellen schon das Linom verdeckt. Nachdem in den vorderen Darmpartien durch lebhafte sezernierende Tätigkeit dasselbe überall klar erkennbar geworden ist, treten auch die Zellen der hinteren Hälfte, nachdem sie sich mit Secret gefüllt haben, in den Secretionszustand ein, das Linom wird aber nicht mehr deutlich, da die hinten besonders lebhafte Wucherung der nun schon größeren Epithelmutterzellen einen zu starken Druck auf die Sphärocyten ausübt, was zusammen mit der Bildung neuen Secretes ein Hervortreten der netzartigen Struktur des Zellleibes verhindert, auch in dem Moment, wo einige Zeit vorher die Zellen ihr Secret völlig entleert hatten. Ebenso läßt sich erklären, daß auch in den vorderen Regionen des Darmepithels das Linom, nachdem es noch einmal deutlich sichtbar geworden ist, alsbald wieder verschwindet, so daß gegen Ende des Häutungszustandes alle Sphärocyten ein mehr oder weniger homogenes Aussehen gewonnen haben.

Eine Ausstoßung von Zellen aus dem Epithelverbande in das

Darmlumen erfolgt während der Häutung in nur sehr geringem Umfange. Die Epithelzellen geben ihre Verbindung mit der Basalmembran garnicht oder nur vorübergehend auf, wenngleich der Zusammenhang auch gelockert erscheint, wodurch es sich erklärt, daß unter der Einwirkung des Konservierungsmittels die Basalmembran mitsamt den fester an ihr haftenden jungen Mutterzellen besonders auf frühen Stadien nicht selten vom Epithel abgelöst erscheint. Auch da, wo es zur Ausbildung der oben beschriebenen »Regenerationssyncytien« kommt, dürfte die Verbindung der alten Epithelzellen mit der Basalmembran mittels feiner Ausläufer ihres Protoplasmas entweder aufrecht erhalten bleiben, welche Ausläufer auf Schnitten im allgemeinen natürlich nicht getroffen werden, oder, wenn tatsächlich eine vorübergehende Ablösung erfolgen sollte, wird die Verbindung während oder sofort nach der Differenzierung der Syncytien in einzelne Zellen wieder hergestellt. Andernfalls müßte besonders in der hinteren Hälfte des Mitteldarmes eine ziemlich umfangreiche Abstoßung alten Zellmaterials beobachtet werden. Wo Zellen aus dem Verbande entfernt werden, dürfte es sich um senil degenerierte handeln.

Leider vermag ich nichts über die weiteren Schicksale des Stäbchensaumes anzugeben. Wie erinnerlich, treten schon im frühen Stadium der Häutung intracytäre Lücken auf zwischen dem Stäbchensaum und der ihm eng anhaftenden nutritorischen Zone einerseits und dem eigentlichen Zellleib andererseits. Diese Lücken vermehren und vergrößern sich im Laufe der Häutung beträchtlich, so daß unmittelbar nach derselben die Ablösung des Stäbchensaumes eine stellenweise schon recht in die Augen fallende ist. Diese Verhältnisse lassen sich ohne weiteres mit Leichtigkeit darauf zurückführen, daß die den Saum tragenden Zellen stark zusammengedrückt werden und demselben damit die Ansatzfläche entzogen wird. Ob nach der Häutung die Ablösung noch weiter vor sich geht, konnte ich nicht ermitteln, da ich mir das erforderliche Material an Raupen bisher noch nicht verschaffen konnte. Jedenfalls ist unmittelbar nach der Häutung von der Anlage eines neuen Stäbchensaumes noch nichts zu bemerken.

B. *Hyponomeuta evonymella* Scop. (Fig. 12—14.)

Das Mitteldarmepithel der Larve von *Hyponomeuta evonymella* ist ebenso wie bei *Deil. euph.* ein dimorphes, aus Sphärocyten und Calycocyten bestehendes. Die ersteren sind schlanker als bei *Deil. euph.*, etwa drei- bis viermal so hoch wie breit; in bezug auf die hier spärlicher auftretenden Calycocyten sind wesentlich abweichende Verhältnisse nicht zu bemerken. Die Kerne beider Zellarten sind oblong, eiförmig oder elliptisch, selten rund und liegen bei den Cylinderzellen normalerweise etwas basal in ungefähr halber Zellhöhe, bei den Becherzellen, wo sie viel weniger umfangreich erscheinen, befinden sie sich, falls sie nicht unter dem Druck des Vacuoleninhalts an die Seitenwand gepreßt sind, im Leib der Zelle unterhalb der tiefsten Stelle der Vacuole. Im Bau zeigen sie mit den Epithelzellkernen von *Deil. euph.* insofern Übereinstimmung, als sie sich im allgemeinen als gehöft erweisen. In einer central liegenden, hin und wieder an einer Stelle mit der Kernmembran in Berührung getretenen und sich ziemlich hell-gräulich färbenden Masse, die bei Anwendung stärkster Vergrößerung aus sehr feinen Körnchen zu bestehen scheint, sind eine beträchtliche Zahl gröberer Chromatinkörnchen eingebettet, die sich lebhaft schwarz tingieren [Eisenhämatoxylin]. Das Linom der Zellen tritt je nach dem Secretionszustand, in dem sie sich befinden, mehr oder weniger deutlich hervor.

An seiner freien, dem Darmlumen zugekehrten Oberfläche trägt das Epithel einen deutlich entwickelten Stäbchensaum von mäßiger Höhe, an dessen Basis sich eine nicht immer erkennbare Körnchenreihe dahinzieht.

Die Regenerationszellen treten hier an der Basis des Epithels in verhältnismäßig größerer Zahl auf als bei *Deil. euph.* und sind auch durch ihre dunkle Färbung deutlich gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Der stets gehöfte, im Schnitt kreisrunde Kern füllt die Zelle fast immer nahezu vollständig aus, so daß der zugehörige Zellleib nur als schmaler Ring erkennbar ist.

Als wesentlicher Unterschied gegen *Deil. euph.* fällt hier das Vorhandensein einer reichlichen Zahl jugendlicher Zellen auf, die unabhängig von den Häutungen im normalen Epithel auf allen Entwicklungsstufen angetroffen werden, und sich von der Basis her zwischen die alten Epithelzellen einkeilen oder auch in sie hineinwachsen (Fig. 12). Niemals ist in ihnen ein Zellgerüst zu beobachten, selbst dann nicht, wenn sie bereits die Höhe des Epithels erreicht haben. Sie haben immer ein homogenes Aussehen, ein Verhalten, wie ich es übrigens auch bei *Deil. euph.* konstatieren konnte.

Während der Häutung tritt eine bedeutend lebhaftere Proliferation der Epithelmutterzellen ein, und es gelangen ganz ähnliche Verhältnisse zur Beobachtung wie wir sie bei *Deil euph.* kennen gelernt haben. Auch hier kommt es stellenweise zur Ausbildung von Syncytien, auch hier gehen die Kerne der emporwachsenden Zellen aus der ungehöften in die gehöfte Form über, wobei zu gleicher Zeit eine Vermehrung der Chromatinkörnchen eintritt. Auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium erfüllt die körnelige Grundsubstanz, in welcher dieselben eingebettet sind, den Kernraum fast vollständig (Fig. 13*b*), nur hier und da als Andeutung des späteren Ringhofes einen schmalen Raum zwischen sich und der Membran freilassend. Erst später gelangt dann der Ringhof zur vollständigen Ausbildung (Fig. 14*b*). Während die jugendlichen Elemente in die Höhe wachsen, bleiben an der Basis wieder einige Kerne unter Beibehaltung ihrer embryonalen Charaktere liegen, um das Material für weitere Regenerationszellen zu liefern.

Das Linom der Sphärocyten erleidet ähnliche Veränderungen wie bei *Deil. euph.* Auf früheren Stadien der Häutung ist es deutlich ausgebildet, später wird es undeutlicher, um schließlich ganz zu verschwinden[1].

Aus dem Epithel in das Darmlumen ausgestoßene Zellen wurden ebensowenig wie Kernteilungsfiguren gefunden.

Intracytäre Lücken zwischen dem Stäbchensaum und dem übrigen Teil der Zelle treten im Endstadium der Häutung auf, ihre Zahl ist aber eine ganz geringe, so daß ihnen weitere Bedeutung nicht zuzuschreiben ist.

Kapitel II. Hymenoptera.

Arge.

(Fig. 15—19.)

Die Larve wurde nach Konow (1901—1905) bestimmt.

Das Mitteldarmepithel der von mir untersuchten Tenthrediniden-larve ist einschichtig und homomorph, nur aus Cylinderzellen bestehend, die etwa zwei- bis dreimal so hoch wie breit erscheinen und nicht immer deutlich gegeneinander abgegrenzt sind. An ihrem apicalen Ende tragen sie einen im allgemeinen deutlich entwickelten Stäbchensaum, der nur an manchen Stellen vermißt wird, an anderen dagegen zu enormer Höhe ausgebildet ist, so daß er stellenweise halb so hoch wie die ganze Zelle werden kann. Die Zellen weisen meist ein Gerüst auf, dessen Elemente das Plasma von der Basis bis zur freien Oberfläche der Zelle durchsetzen und sich unterhalb des Stäbchensaumes in einer mäßig breiten Schicht dichtgelagerter Körnchen verlieren [nutritorische Zone]. Die Fädchen des Gerüstes verlassen ihre Richtung nur zum Umgreifen des Kernes und bilden mitunter in der oberen Zellhälfte ein Netzwerk. Vielfach ist infolge reichlicher Einlagerung feinster Körnchen das Linom überhaupt nicht erkennbar.

---

[1] Ein gesetzmäßiges Verhalten der Calycocyten war bei keiner der beiden Raupen zu konstatieren. Es wurde bei *Deil. euph.* nur eine mit der Häutung fortschreitende Verkleinerung der Vacuolen im hinteren Drittel des Mitteldarmes beobachtet [Druckverhältnisse!]. Erst unmittelbar nach der Häutung scheint dann eine lebhaftere Tätigkeit der Calycocyten zu beginnen.

Der im Schnitt ovale oder elliptische, selten kreisrunde Kern liegt in halber Zellhöhe, etwas apical, kann aber auch bis an die nutritorische Zone heranrücken. Er ist im allgemeinen gehöft und weist im Centrum eine dichtgedrängte Masse feiner Chromatinkörnchen auf, die nur bei stärkster Vergrößerung und intensivster Belichtung erkannt werden können. Abweichende Kernformen werden in größerer Menge beobachtet und dürften gewisse Secretionszustände der Zelle repräsentieren, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Mitunter werden mehrere, häufig zwei Kerne in einer Zelle beobachtet, die im letzteren Falle eng aneinandergelagert meist in der Hauptachse derselben liegen, so daß einer dem Stäbchensaum, der andere der Basis zugewendet ist (Fig. 15). Kernteilungsfiguren konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, vielleicht verdient hier Beachtung, daß in einem Falle zwischen zwei Kernen, zwischen denen eine Zellgrenze nur undeutlich entwickelt war, durch diese hindurch eine die Chromatincentren beider Kerne verbindende Brücke ausgebildet war (Fig. 16).

An der Basis des Epithels liegen die hier ebenfalls einkernigen und anscheinend nur spärlich vorhandenen Regenerationsinseln. Ihre Kerne sind ungehöft und tingieren sich nur schwach. Das Chromatin ist in äußerst feinen staubförmigen Partikelchen im ganzen Kernraum verteilt.

Im Epithel werden immer, ähnlich wie bei *Hyp. evon.*, zwischen den auseinandergedrängten Cylinderzellen eingekeilt, jugendliche Elemente jeglichen Entwicklungszustandes angetroffen. Im frühen Stadium ist der Kern noch ungehöft und genau gleich dem der Regenerationsinseln gebaut, später geht er allmählich in die gehöfte Form über (Fig. 17).

Im Häutungszustand bietet das Epithel bis auf die Kerne der alten Zellen, die gewisse mit der Secretion zusammenhängende Veränderungen in der Anordnung ihres Chromatins erleiden, genau denselben Anblick wie im Normalzustand. Die aufwachsenden Zellen erscheinen nicht vermehrt und werden auch hier in den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung beobachtet. Hin und wieder konnten aus dem Epithelverbande in das Darmlumen ausgestoßene Zellen nachgewiesen werden, kenntlich an dem Besitz eines schon im Zerfall begriffenen Kernes (Fig. 18).

Was die oben angedeuteten Veränderungen der alten Kerne anbelangt, so ist zu sagen, daß ihr Chromatin sich im Laufe der Häutung zu mehreren größeren Klumpen zusammenballt, die dann in einer central angeordneten feinkörneligen, minder intensiv gefärbten Masse eingelagert sind (Fig. 19). Ganz ähnliche Kernbilder werden auch zwischen den Häutungen, allerdings nur vereinzelt, angetroffen.

Das Mitteldarmepithel weist also in bezug auf die Ausbildung jugendlicher Zellen im Gegensatz zur Raupe von *Hyp. evon.* im Häutungszustand keine anderen Verhältnisse auf als sonst.

Es verdient hier noch mitgeteilt zu werden, daß immer im Mitteldarmepithel Stellen angetroffen werden, wo die Zellen dicht aneinandergedrängt liegen, so daß ihre Nebenachsen sehr verkürzt erscheinen. Möglicherweise sind hier Zellteilungen oder umfangreichere Einschiebungen jugendlicher Elemente vorangegangen.

Kapitel III. Diptera.

Calliphora (Fig. 20—23).

Das Mitteldarmepithel der *Calliphora*-Larve ist schon des öfteren Gegenstand der Untersuchungen der Forscher gewesen, welche ihr Interesse besonders seinem Schicksale während der Metamorphose zugewendet haben (Weissmann [1864], Kowalevsky [1887], Pérez [1910] u. a.).

Die Zellen sind kubisch, mitunter von schwach cylindrischer Gestalt oder auch mehr abgeflacht und tragen an ihrem freien Ende einen niedrigen aber deutlich entwickelten Stäbchensaum, an dessen Basis sich eine nutritorische Zone dahinzieht, die stellenweise auch fehlen kann. Sie bieten mitunter einen eigenartigen Anblick dadurch, daß sie, wie es auch im Laufe der Häutung beobachtet wird, basal einen seitlichen Ausläufer zeigen und somit in zwei Abschnitte geteilt erscheinen, einen höheren, der den Kern enthält, und einen niedrigeren, der die Verbindung zur Nachbarzelle herstellt (Fig. 22). Das Gerüst tritt stellenweise, und zwar besonders in den hinteren Regionen des Mitteldarmes, im apicalen Teil der Zelle in Form eines unregelmäßigen Netzwerkes hervor, während es an anderen Stellen infolge Anwesenheit vieler feiner Körnchen innerhalb des Plasmas, die der Zelle ein fast homogenes Aussehen verleihen können, nicht erkannt werden kann (Fig. 20). In bezug auf gewisse kugelförmige Einlagerungen, die hier und da innerhalb des Zellkörpers beobachtet werden, schreibt Pérez

(1910): «Les cellules épithéliales de cet intestin moyen présentent une particularité assez remarquable. Je n'y ai jamais observé aucun processus cytologique de sécrétion, analogue à ceux que l'on a si souvent décrits dans les épithéliums intestinaux les plus divers: Jamais la moindre inclusion qui puisse être interprétée comme un grain de proferment. Les cellules sont au contraire bourrées, avec une abondance extrême, de globules de graisse, généralement alignés en direction normale à la surface, et ne laissant entre eux que de fines trabécules protoplasmiques de même direction.» Ich werde auf diese Verhältnisse noch zurückkommen.

Die Kerne der Epithelzellen liegen im allgemeinen in der Mitte der Zelle, doch kommen vielfach Abweichungen von dieser Lage vor. Sie sind meist gehöft. Nicht selten erscheint die im Centrum angehäufte Chromatinmasse in viele gröbere Körnchen aufgelöst, die noch insofern eine regelmäßige Lagerung erkennen lassen können, als sie mitunter einen mehr oder weniger deutlichen Ringhof an der Kernmembran freilassen. Die Kerne sind im Schnitt kreisrund, elliptisch oder auch von unregelmäßiger Gestalt. An der Basis des Epithels liegen die im vorliegenden Alterszustand noch einkernigen Regenerationsinseln, die später mehrkernig werden und eine große Rolle bei der Metamorphose spielen (PÉREZ [1908, 1910]), aber auch schon vorher als jugendliche Zellen in das Epithel hineinwachsen können (Fig. 20).

Irgendwelche charakteristischen Veränderungen erleiden die Regenerationsinseln während der Häutung nicht. Nur die Kerne der Epithelzellen zeigen im Laufe derselben ein wechselndes Aussehen, das wahrscheinlich in näherem Zusammenhang mit der Secretion der Zellen steht. Wir sehen in frühen Häutungsstadien neben dem central angeordneten Chromatin innerhalb des Ringhofes einige feine Chromatinkörnchen liegen (Fig. 21), die sich unter Verkleinerung und Auflockerung der centralen Masse allmählich vermehren (Fig. 22), bis der Kern endlich jede Andeutung eines Hofes verloren hat (Fig. 23), und das Chromatin in Form feiner unregelmäßiger Körnchen in ungesetzmäßiger Anordnung über den ganzen Kernraum verteilt ist. Eine Untersuchung über die Secretion im Mitteldarm der *Calliphora*-Larve, ähnlich wie sie DEEGENER (1909, 1910) an anderen Objekten angestellt hat, würde höchstwahrscheinlich genauen Aufschluß über die Natur dieser Vorgänge geben.

Gleichzeitig beobachtet man eine Vermehrung der von PÉREZ beschriebenen «globules de graisse» innerhalb der Zelle. In einem gewissen Stadium der Häutung kommt es dann zur Abstoßung solcher

Fettkugelansammlungen derart, daß der ganze apicale Teil der Zelle, der die Fettkügelchen enthält, abgeschnürt wird (Fig. 23). Es muß zunächst dahingestellt bleiben, ob dies ein Secretionsvorgang ist, die «globules de graisse» somit als Secrettröpfchen angesehen werden müssen.

Kapithel IV. Coleoptera.

A. *Melasoma vigintipunctata* Scop. (Fig. 24 u. 25.)

Das einschichtige und homomorphe Mitteldarmepithel der Larve von *Melasoma vigintipunctata* wird von mäßig hohen, etwa zwei- bis viermal so hohen als breiten Cylinderzellen gebildet, die an ihrem dem Darmlumen zugekehrten Ende einen niedrigen Stäbchensaum tragen, dessen basale Körnerreihe stellenweise deutlich erkennbar wird. Die immer klar hervortretenden Fädchen des Zellgerüstes halten die Richtung von der Basis zum apicalen Ende der Zelle inne, verlaufen also der Hauptachse parallel und weichen aus ihrer Richtung nur ab, um den Kern zu umfassen. Unterhalb des Stäbchensaumes verlieren sie sich in eine breite, anscheinend homogene Zone, die bei Anwendung stärkster Vergrößerung sich als aus feinen Körnchen zusammengesetzt erweist, und innerhalb deren mitunter sogar die Zellgrenzen nicht erkennbar sind. Auch basal sind die Elemente des Zellgerüstes stellenweise nicht voneinander zu trennen, so daß hier die Zelle ein homogenes Aussehen erhält. Apical vom Kern kommt es vielfach zur Ausbildung eines Netzwerkes, auch werden in unmittelbarer Nachbarschaft desselben häufig einige blaßgefärbte Vacuolen beobachtet.

Die großen Kerne liegen in der unteren Hälfte der Zelle, jedoch der Mitte derselben genähert. Sie weisen ein deutliches feinmaschiges Gerüst auf, in das eine große Anzahl ziemlich grober Chromatinkörnchen eingelagert ist, die im allgemeinen im Centrum des Kernes zusammengedrängt sind, so daß an der Kernmembran eine mäßig breite Zone entsteht, in der Chromatinpartikelchen gar nicht oder nur in sehr geringer Zahl vorkommen. Unmittelbar an der Kernmembran liegt eine dichte Reihe feinerer, intensiv schwarz gefärbter Körner. Die Kerne besitzen im Schnitt die Form einer Ellipse, deren große Achse in der Hauptachse der Zelle, mitunter, und dann nur bei verhältnismäßig niedrigen und breiten Zellen, in der Nebenachse derselben liegt.

An der Basis des Epithels, fast immer zwischen zwei benachbarten Zellen, bemerkt man die hier in großer Zahl auftretenden, sehr deutlichen einkernigen Regenerationszellen, die sich vermöge ihrer dunklen Färbung scharf von ihrer Umgebung abheben. Ihr großer, sie mitunter fast ganz ausfüllender Kern ist kreisrund, oblong oder elliptisch von wechselndem, meist geringem Gehalt an Chromatin, das in Form von Körnchen in das wohlausgebildete Kerngerüst eingelagert ist (Fig. 24).

Vielfach liegt der Kern der Basalmembran nicht unmittelbar an, sondern in einiger Entfernung von ihr, so daß die Regenerationszelle ein knopfförmiges Aussehen gewinnt. Es handelt sich hier wohl um aufwachsende Elemente, die man im Epithel des Mitteldarmes unserer Chrysomelidenlarve immer in jedem Größenzustand antrifft, und an denen man deutlich erkennen kann, wie der Kern allmählich seine embryonale Struktur verliert, um die Gestalt des Kernes der tätigen Epithelzellen anzunehmen. Die aufwachsenden jugendlichen Zellen treiben die alten auseinander und zeichnen sich durch die intensive, dunkle Färbung ihrer in das Epithel vorgetriebenen apicalen Spitze aus. Vielfach bemerkt man an der Basis solcher in die Höhe wachsenden Elemente einen zweiten Kern, aus dem eine spätere Regenerationsinsel hervorgeht.

Ganz ähnlich wie wir es bei der Raupe von *Hyp. evon.* gesehen haben, tritt auch hier während der Häutung eine lebhafte Proliferation derselben ein, so daß wir alsdann im Mitteldarmepithel immer eine große Zahl auf gleicher Entwicklungsstufe befindlicher jugendlicher Zellen antreffen, die, jenachdem wie weit die Häutung vorgeschritten ist, sich mehr oder weniger ihrer definitiven Gestalt genähert haben (Fig. 25).

Im Anfang der Häutung findet man in den nunmehr teilweise mehrkernigen Regenerationszellen reichlich Mitosen, deren Achse ungefähr senkrecht zur Basis der Zellen steht, so daß also von den Tochterkernen einer basal liegen bleibt [für eine spätere Regenerationszelle] während der andre dem apicalen Pole zugewendet ist und wahrscheinlich mit der Zelle in das Epithel hinaufwächst.

Eine eingehende Beschreibung der endgültigen Ausbildung der jugendlichen Elemente kann hier unterbleiben, da sie im wesentlichen auf das bei *Deil.* und *Hyp.* Gesagte hinauslaufen würde.

B. *Dermestes lardarius* L.

Normalzustand (Fig. 26—28).

Das Mitteldarmepithel der Larve von *Dermestes lardarius* besteht aus einer einfachen Schicht hoher cylindrischer Zellen, deren Gerüst im allgemeinen nicht erkannt werden kann und nur in wenigen Fällen als feine undeutliche Längsstreifung hervortritt. Basal färbt sich das

Plasma der Zellen intensiver als der übrige Teil, und an der oberen Zellgrenze zieht sich eine schmale Körnchenzone dahin, die bei schwacher Vergrößerung wie eine homogene Schicht aussieht und auf weite Strecken hin fehlen kann.

An seiner freien, dem Darmlumen zugekehrten Fläche ist das Epithel von einem mäßig hohen, deutlichen Stäbchensaum bekleidet, der nirgendwo zu fehlen scheint, und an dem zwei Reihen von Körnchen, eine Basalkörnerreihe und eine extracytäre, der Stäbchenbasis genäherte, unschwer beobachtet werden können.

Die Oberfläche des Epithels ist keine ebene, sondern weist im Längsschnitt eine Reihe ziemlich nahe beieinander liegender muldenförmiger Einsenkungen auf, die dadurch hervorgerufen werden, daß in gewissen Abständen die Hauptachse der Epithelzellen verkürzt erscheint. Diese Vertiefungen stehen in keinem gesetzmäßigen Zusammenhang mit den weiter unten zu beschreibenden Regenerationsinseln. Die länglich elliptischen Kerne liegen in regelmäßiger Reihe in halber Höhe des Epithels (große Achse in der Richtung der Hauptachse der Zelle) und zeichnen sich durch eine gewisse Armut an färbbarer Substanz aus. Einige wenige Chromatinkörnchen sind unregelmäßig eingelagert in die feinkörnelige, nur schwach färbbare Grundsubstanz, die den Raum des Kernes völlig ausfüllt und ihn, da sie heller gefärbt ist als das umliegende Zellplasma, auch da als deutlich begrenztes Gebilde hervortreten läßt, wo er von einer Membran, wie es häufig vorzukommen scheint, nicht umgeben ist (Fig. 26).

Apical vom Kern, der oberen Zellgrenze genähert, finden wir in fast allen Epithelzellen, in besonders reichlicher Zahl bei solchen Larven, die kurz vor dem Übergang in den Häutungszustand oder während desselben konserviert worden waren, Gebilde, die, im allgemeinen von Kugelgestalt, mitunter auch unregelmäßig geformt, schon im ungefärbten Präparat als hell glänzende Partikel von intensivem Lichtbrechungsvermögen hervortreten und sich in Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN schwarz, in Hämatoxylin nach EHRLICH weinrot färben. Es ist mir unbekannt, als was diese Einschlüsse aufzufassen sind, ob als Secret- oder Excretkörner oder irgendwelche andre Substanzen.

Von der Muskelpleura wird das Rohr des Mitteldarmes durch eine feine Membran getrennt, die nirgendwo eine Unterbrechung zeigt. Auf ihr ruhen in gewissen, mehr oder weniger großen Abständen die im voll ausgebildeten Zustand vielkernigen Regenerationsinseln [Regenerationscrypten]. Sie enthalten in einer sich ziemlich lebhaft tingierenden Protoplasmamenge eingebettet, in der außer einer undeutlichen Körnelung irgendwelche Strukturen nicht wahrgenommen werden können, eine beträchtliche Anzahl ungleich großer Kerne von sehr geringem Chromatingehalt. Häufig trifft man in ihnen auf caryokinetische Figuren. Die Regenerationsinseln sind von wechselnder Gestalt. Am häufigsten haben sie die Form knollenförmiger Gebilde, die mit breiter Basis auf der hier etwas in das umliegende Muskelgewebe vorgewölbten Membran ruhen, welche ich nunmehr in Rücksicht auf die Regenerationsinseln und ihre Funktion dem sich neubildenden Epithel gegenüber als Stützmembran bezeichnen werde. Kurz vor jeder Regenerationsinsel entsendet sie einen Ausläufer, welcher dieselbe gegen die Prinzipalachse des Darmes hin umfaßt, so daß sie auf allen Seiten von einer festen Hülle umgeben ist und mit den Epithelzellen, von denen sie noch durch eine weitere sogleich zu beschreibende Schicht getrennt ist, nicht in Berührung kommt (Fig. 26).

Die Zellen des Epithels stehen nämlich nicht direkt auf der Stützmembran, sondern es zieht sich an ihrer Basis eine mächtige Lamelle dahin, die sich mit Pikrinsäure lebhaft gelb färbt und durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge als Chitinschicht erweist. Sie besitzt im völlig ausgebildeten Zustand stellenweise die Dicke der äußeren Cuticula und bildet regelmäßige Ausbuchtungen um die Regenerationsinseln herum. Die Stützmembran liegt also zwischen der Darmmuskulatur und der Chitinlamelle, die man aber nicht als basales Abscheidungsprodukt der tätigen Epithelzellen betrachten darf, sondern als Ergatom gewisser, in dieser Richtung eigens differenzierter, basal liegender Elemente des Mitteldarmepithels ansehen muß. Die Reste dieser Bildungszellen findet man auf verschiedenen Stufen des Verfalles besonders an den vorerwähnten Ausbuchtungen der Chitinschicht. Sie erweisen sich als mehr oder minder deutlich entwickelte Kerne, die, teilweise noch mit einem Überbleibsel des zugehörigen Zellkörpers versehen, durch allseitige Chitinabscheidung bereits ganz in das Innere der von ihnen ausgebildeten Lamelle verlagert sein können, die dann im Schnitt häufig in mehrere Äste gespalten erscheint (Fig. 27), oder die Chitinabsonderung ist noch nicht so weit vorgeschritten und hat auf der dem Darmlumen zugekehrten Seite noch garnicht oder eben erst begonnen (Fig. 28). Über den Zweck der Chitinlamelle ist näheres nicht zu ermitteln (s. auch Schluß).

Häutung (Fig. 29—34).

Der Beginn der Häutung charakterisiert sich im Mitteldarmepithel der *Dermestes*-Larve durch eine Abflachung der Regenerationsinseln, die miteinander in Verbindung treten, wobei die Stützmembran der Länge nach gespalten wird, oder die sich ausbreitenden Inseln fortwährend an ihrer freien Oberfläche eine Membran abscheiden (Fig. 29, 30). Welche von diesen beiden Ansichten die richtige sein mag, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, möchte mich aber der ersteren zuneigen. Jedenfalls bleibt das sich ausbildende jugendliche Epithel dauernd durch eine Membran einerseits gegen die Muskulatur, andererseits gegen das Darmlumen abgegrenzt.

Der von vornherein nicht sehr innige Zusammenhang der basalen Chitinlamelle mit der auf ihr ruhenden Zellschicht des Mitteldarmes zeigt sich soweit gelockert, daß es unter der Einwirkung des Konservierungsmittels stellenweise zu einer völligen Abhebung des Epithels kommt, das schon die Zeichen des beginnenden Zerfalls trägt. Die Zellgrenzen sind im Verschwinden begriffen, die Anzahl der Kerne erscheint vermindert und das Protoplasma erweist sich als von einem grobmaschigen Netzwerk durchzogen, das dem alten Epithel ein unregelmäßig vacuoläres Aussehen verleiht. Eine nutritorische Zone ist nicht mehr vorhanden, der Stäbchensaum ist stellenweise aufgelöst, läßt jedoch an seinen noch intakten Partien beide Körnchenreihen erkennen. Die weiter oben beschriebenen rätselhaften kugelförmigen Gebilde treten mit großer Deutlichkeit hervor.

Die Regenerationsinseln, die zunächst nur abgeflacht oder durch eine schmale Protoplasmabrücke verbunden waren, breiten sich nun unter weiterer Vermehrung der Kerne allmählich immer mehr aus und fließen schließlich so ineinander über, daß die Stellen, wo sie bisher gelegen waren, nicht mehr erkannt werden können. So entsteht eine niedrige Protoplasmaschicht, in der ein unregelmäßiges, engmaschiges Netzwerk klar hervortritt, und die eine nicht unbeträchtliche Anzahl sehr chromatinarmer, aber mit deutlicher Membran versehener Kerne enthält. Sie ist sowohl basal als auch apical von einer Membran begrenzt, über deren Herkunft schon oben das Nötige gesagt wurde, und von denen die eine, dem Darmlumen zugekehrte, stellenweise eine Längsspaltung erkennen läßt. Zellgrenzen, sowie eine regelmäßige Anordnung der Kerne, die ein Gerüst feiner Fädchen und mitunter nur ein einziges kleines Chromatinkörnchen enthalten, sind in dem jungendlichen Epithel noch nicht vorhanden (Fig. 31).

Das alte Epithel ist inzwischen weiter seinem Verfall entgegengegangen. Es zeigt einen noch mehr gelockerten Aufbau als im Beginn des Häutungsprozesses und enthält eine Anzahl größerer Lücken, in denen mitunter viele feine Körnchen liegen. Dicht unter dem nur noch stellenweise vorhandenen Stäbchensaum, dessen beide Körnerreihen dann immer noch nicht ihre Deutlichkeit eingebüßt haben, liegt eine breite Zone dicht aneinandergelagerter Körnchen, die frei ist von jenen eigenartigen schwarz gefärbten Kugeln, die jetzt in großer Zahl in den oberflächlichen Partien des alten Epithels beobachtet werden und sich auf das deutlichste von ihrer Umgebung abheben. Mehr basal und in nicht mehr regelmäßiger Anordnung liegen die nur noch in geringer Zahl vorhandenen Kerne, die sich nunmehr als sehr chromatinarm erweisen, stellenweise der Membran entbehren und nicht selten anscheinend im Zerfall begriffen sind. Zellgrenzen sind natürlich nirgendwo mehr zu erkennen. Die basale Chitinlamelle zeigt noch die Ausbuchtungen, in denen früher die Regenerationsinseln gelegen waren, ihre Konturen sind aber nicht mehr scharf sondern zerfasert, und es tritt eine feine Längsstreifung der Lamelle, in der jetzt Kerne vermißt werden, hervor. Das alte Epithel liegt in diesem Stadium noch seiner ganzen Länge nach dem jungen auf, von ihm durch einen Zwischenraum getrennt, in dem sich keine Zellen vorfinden (gegen Möbusz), und der, abgesehen von der oben beschriebenen Membran und einer geringen Menge einer gelblich gefärbten, anscheinend geronnenen Masse, vollständig leer ist (Fig. 31). Mit der weiteren Ausbildung des jungen Epithels geht nun eine durch die Peristaltik des Darmes bewirkte Verlagerung des abgestoßenen in die hinteren Regionen des Mitteldarmes Hand in Hand.

In dem jungen Epithel ordnen sich die Kerne, deren Chromatingehalt nun eine geringe Vermehrung erfährt, allmählich in einer sich in etwa halber Höhe dahinziehenden Reihe an, wobei zu gleicher Zeit die Ausbildung eines Stäbchensaumes mit zunächst noch einfacher Basalkörnerreihe erfolgt.

Einige Kerne jedoch bleiben an der Basis des mit einem feinen engmaschigen Netzwerk durchzogenen Epithels liegen. Sie sind kleiner als die emporgewanderten, von länglich gestreckter Gestalt und größerem Chromatingehalt und nichts anderes als die Kerne der oben beschriebenen Bildungszellen der basalen Chitinlamelle, mit deren Ausscheidung auch alsbald begonnen wird. Auf einem gewissen Stadium, wo das jugendliche Epithel noch keine Zellgrenzen enthält, seine Kerne aber schon sämtlich in ungefähr derselben Höhe liegen[1], ist sie bereits als deutlich doppelt konturierte, lebhaft gelb gefärbte Schicht an der Basis des Epithels zu erkennen und enthält sogar schon einige Kerne, während andere ihr breit angelagert sind. Zwischen ihr und der von vornherein liegen gebliebenen Stützmembran (oder vielleicht besser: dem von vornherein liegen gebliebenen Teile der Stützmembran) bemerkt man in geringen Abständen kleine Protoplasmaklümpchen, die hier und da noch miteinander verbunden sind und einen oder mehrere Kerne enthalten. Dies sind die künftigen Regenerationsinseln (Fig. 32). Das Epithel wächst nun rasch zu seiner definitiven Höhe heran, die Zellgrenzen bilden sich aus, in den jugendlichen Regenerationsinseln beginnen lebhafte Kernteilungsprozesse, und bald hat das neue Epithel seine endgültige Ausbildung erfahren.

---

[1] Zustand unmittelbar nach der Häutung.

Das alte Epithel liegt unmittelbar nach der Häutung in Form eines unregelmäßig gestalteten Sackes in dem hinteren Teile des Mitteldarmes (Fig. 33), um bald aus dem Darm entleert zu werden. Es ist dicht gefüllt mit einer gelb gefärbten Masse (»gelber Körper« der Autoren), die schon zu Beginn der Häutung in dem sonst leeren Mitteldarme zu erkennen war, aber in sehr lockerer Verteilung. Das abgestoßene Epithel ist umgeben von der stark gefalteten alten basalen Chitinlamelle, deren Konturen stellenweise noch weniger scharf geworden sind, als es auf früheren Stadien beobachtet wurde, und die eine deutliche Längsfaserung erkennen läßt. Außerhalb von ihr, im neuen Darmlumen, liegt eine mehrfach verästelte membranöse Hülle, die nichts anderes ist als die im Verlauf der Häutung zwischen dem jugendlichen und alten Epithel beobachtete, nunmehr mit abgestoßene Membran. In dem alten Epithel treten wieder die rätselhaften schwarzen Kugeln klar hervor. Sie sind jetzt von beträchtlicher Größe, aber in geringerer Zahl vorhanden als vorher. Die Kerne haben, so weit sie noch als solche in dem unregelmäßig granulierten und vacuolisierten Protoplasma des alten Epithels überhaupt erkennbar sind, eine unregelmäßige amöboide Gestalt angenommen und enthalten eine große Zahl wenig lebhaft gefärbter Körnchen. Der Stäbchensaum ist stellenweise noch als undeutlicher, schmutzig gelb gefärbter Streifen zu erkennen (Fig. 34).

Neben dem »gelben Körper« bemerkt man in dem nunmehr mit einem neuen, allerdings noch nicht völlig ausgebildeten Epithel ausgekleideten Darmlumen an einigen Stellen eine gelb gefärbte Masse, die große Ähnlichkeit mit der von dem abgestoßenen Epithelschlauch umschlossenen zeigt und aus demselben vielleicht durch stellenweises Zerreißen seiner Wandung frei geworden ist. Möglicherweise stellt sie auch ein Secret des neuen jugendlichen Epithels dar. Bald nach der Häutung wird dann das abgestoßene Darmepithel (zusammen mit den ersten Fäces?) entleert und das neue, nunmehr völlig ausgebildete, beginnt seine eigentliche Tätigkeit, um nach einigen Tagen seinerseits wieder der Abstoßung zu verfallen.

Auf die Bedeutung des eben beschriebenen Häutungsprozesses ist im Schluß näher eingegangen worden.

Leider konnte ich keinen Aufschluß über das Wesen der im Mitteldarmepithel der *Dermestes*-Larve auftretenden schwarz gefärbten Kügelchen gewinnen, die bei der jedesmaligen Häutung zusammen mit dem Epithel aus dem Körper des Insektes entfernt werden. Ihre Natur bleibt somit zweifelhaft, ebensowenig wie entschieden werden konnte, ob sie mit den von PROWAZEK und FOLSOM und WELLES beschriebenen kugelförmigen Gebilden identisch sind. Eine konzentrische Schichtung konnte an ihnen jedenfalls nicht wahrgenommen werden.

Die von MÖBUSZ (1897) für die *Anthrenus*- und *Dermestes*-Larve gegebene Schilderung des Verlaufes der Mitteldarmhäutung weicht von der meinigen in wesentlichen Punkten ab, besonders was das allerdings eigenartige Verhalten der Stützmembran, die MÖBUSZ anscheinend ganz entgangen ist, und die Anordnung der Regenerationsinseln anbetrifft. MÖBUSZ beschreibt und zeichnet dieselben als in unmittelbarem Zusammenhang mit den Zellen des Epithels stehend, wie es für viele Insekten, aber nicht für die Larve von *Dermestes* zutrifft. Auch in anderer Hinsicht kann ich MÖBUSZ nicht beistimmen. Da er aber selbst angibt, daß ihm bei seiner Untersuchung nur wenige Häutungsstadien zur Verfügung gestanden und besonders die frühesten gefehlt hätten, gehe ich auf seine Arbeit nicht näher ein und werde im Schluß nur noch einige von ihm gezogene theoretische Folgerungen besprechen.

Schlußbemerkungen.

Wir stehen am Ende unsrer Untersuchungen. Wir haben gesehen, daß, von *Dermestes* abgesehen, die im Mitteldarm während der jedesmaligen Häutung auftretenden Zellvermehrungs- und Wachstumsvorgänge eine regenerative Bedeutung nur in sehr geringem Maße besitzen, daß sie vor allen Dingen den Zweck haben, das nach der Häutung sich ergebende rasche Längen- und Dickenwachstum des Mitteldarmes zu ermöglichen.

Während der Bildung der neuen Cuticula, solange die Larve noch in ihrer alten Haut steckt, ist eine Ausdehnung des Darmkanals nur in beschränktem Grade und allein durch Faltung der Darmwände zu erzielen, wie sie bei einigen Formen (Lepidopterenlarven) vielleicht auftreten mag.

Tritt nun im Häutungszustand eine starke Proliferation der Epithelmutterzellen ein, so bleiben sie, wenn sie ihre normale Höhe erreicht haben, in ihren sonstigen Dimensionen zurück (*Deil. euph.* und *Hyp. evon.*), so daß sie ebenso wie die alten Epithelzellen zum Teil seitlich stark komprimiert erscheinen.

Erst nachdem die Larve ihre alte Cuticula abgestreift hat, setzt ein starkes Wachstum des Darmes ein, das sich nun ohne umfangreiche neue Nachschiebung jugendlicher Zellen, einfach durch Ausdehnung der während der Häutung emporgewachsenen, bewerkstelligen kann, eine Ausdehnung, mit der zugleich die eigentliche Tätigkeit der jungen Darmzellen beginnt.

Da, wo eine so umfangreiche Proliferation der Epithelmutterzellen nicht zu beobachten ist (*Arge*), nehmen die jungen Zellen rasch ihre definitive Gestalt an, und eine seitliche Komprimierung der alten Darmzellen findet nicht statt.

Wir sahen, daß der bei gewissen Insekten während ihres ganzen Larvenlebens stattfindenden kontinuierlichen Einschiebung jugendlicher Zellen von der Basis her bei anderen Larven ein Zusammendrängen solcher genetischen Vorgänge in die Zeit der Häutung gegenüber steht. Es macht sich die Tendenz geltend, ein von den periodischen Häutungen zunächst unabhängiges Wachstum des Mitteldarmes völlig in die Zeit der Häutung zu verlegen, wo er fast vollständig funktionslos bleibt, »also der gegebene Zeitpunkt für histogenetische und histolytische Vorgänge an ihm« (Deegener [1911]) gekommen ist.

Die »Regenerationsinseln«, die in verschiedener Ausbildung und Lage im Mitteldarmepithel aller Insektenlarven jeglichen Alters zu finden sind (mit Ausnahme anscheinend der Ephemeriden: Fritze [1889], Leue [1911]), dienen, abgesehen von den Vorgängen während der Metamorphose und den Fällen periodischer Abstoßung und Erneuerung des gesamten Mitteldarmepithels, in erster Linie durch Emission jugendlicher Zellen dem Wachstum dieses Darmabschnittes; erst in zweiter Linie kommen sie für den Ersatz verloren gegangener Elemente in Betracht. Die Abstoßung einzelner Zellen in das Darmlumen findet allerdings gelegentlich statt (Gehuchten [1890]) Balbiani [1890], Russ [1908], Deegener [1908, 1909], Poyarcoff [1910]) und ist auch von mir bei *Deil. euph.* und *Arge* beobachtet worden, niemals dürfte es aber die Regel sein (wie es z. B. Frenzel [1891] für homomorphe Mitteldarmepithelien ausspricht), daß eine Zelle erst absorbierend tätig sei, um alsdann sezernierend zugrunde zu gehen. Im Gegenteil haben die Mitteldarmepithelzellen eine im allgemeinen lange Lebensdauer und können mehrmals sezernieren und dazwischen wieder Ruhezustände durchlaufen oder resorbierende Tätigkeit ausüben.

Über die Herkunft der Epithelinseln sind mancherlei zum Teil höchst eigenartige Theorien laut geworden. LEEUWEN [1908] läßt sie bei *Isosoma graminicola* aus Wanderzellen entstehen, die zwischen die Muskelzellen hindurchkriechen und sich schließlich in das Darmepithel begeben. Er schließt sich damit der von ANGLAS [1901] ausgesprochenen Meinung an. ROUVILLE [1895] war es sogar vergönnt, «d'assister au passage des noyaux du tissu conjonctif qui, peu à peu après s'être divisés amitotiquement, s'entouraient d'une couche protoplasmique et se glissaient au-dessous des cellules épithéliales sur le point de tomber dans la lumière de l'intestin.» Derartige irrige Ansichten können dadurch entstehen, daß, wie ich es bei *Deil. euph.* auch beobachten konnte, bei sehr reichlicher Vermehrung der Epithelmutterzellen einige derselben in den Raum zwischen der hier abgehobenen Basalmembran und den Epithelzellen gedrängt wurden. Es dürfte sich in Wirklichkeit bei den in Frage kommenden Gebilden nur um »in der Entwicklung zurückgehaltene, vorläufig überschüssige Elemente« (DEEGENER [1908]) handeln, die genetisch desselben Ursprunges sind wie die tätigen, wohlausgebildeten Epithelzellen, eine Meinung, die u. a. auch RENGEL [1908] und PÉREZ [1908, 1910] ausgesprochen haben. So sagt letzterer [1910]: «Il n'y a pas le moindre doute qu'ici (*Calliphora*), comme chez tous les autres insectes, elles sont sœurs des cellules fonctionelles de la larve; elles sont seulement restées petites et embryonnaires tandis que leurs voisines se différenciaient avec leur activité d'absorption physiologique.»

Es fragt sich nun, ob es möglich ist, für die Prozesse, die wir im Mitteldarmepithel der Insekten während der Häutung haben vor sich gehen sehen, eine phylogenetische Erklärung zu geben.

Die Insekten sind aus Formen entstanden, die der Chitincuticula entbehrten und periodische Häutungen, wie sie alle unsere heutigen Insekten ohne Ausnahme durchzumachen haben, bevor sie ihre definitive Ausbildung erreichen, nicht kannten. Ob die bereits chitinisierten Vorfahren unserer Insekten als Insekten im heutigen Sinne angesprochen werden dürfen, bleibe dahingestellt, ist auch für die folgenden Ausführungen gleichgültig; es genügt der Hinweis, daß sie auf einem gewissen phylogenetischen Entwicklungsstadium Vorahnen hatten, die der Häutung zur Erlangung ihrer endgültigen Gestalt nicht bedurften.

Das Mitteldarmepithel dieser Formen ist, wie man ohne Widerspruch mit irgendwelchen bestehenden Verhältnissen annehmen darf, ein einschichtiges, nur aus ein und derselben Zellart zusammengesetztes (homomorphes), gewesen (»Protentomon« Mayers [1876]). Das Wachstum desselben war ein kontinuierliches, kein periodisches und wurde bewirkt durch Vermehrung der bereits ausgebildeten Darmzellen, vor allen Dingen aber durch Einschiebung jugendlicher Zellen von der Basis her.

Eine basale Chitinschicht war nicht ausgebildet, das Epithel stand auf einer Stützlamelle (Basalmembran, Tunica propria), die dem kontinuierlichen Wachstum nicht hinderlich war.

Die Ersatzzellen entstanden bei der Embryonalentwicklung als, wie schon oben angedeutet wurde, zunächst überschüssige Elemente, die durch die neben und über ihnen zu ihrer normalen Dimension und Tätigkeit herangewachsenen Darmzellen in ihrer endgültigen Ausbildung zurückgehalten wurden.

Man darf hier nicht einwenden, daß ein Organismus zur Ausbildung eines Gewebes nicht mehr Bauelemente bildet, als nötig sind, daß die Zellteilung eben aufhört, sobald die erforderliche Anzahl von Zellen vorhanden ist. Erstens wird eine derartige überschüssige Zellbildung in der Entwicklung der verschiedensten Gewebe noch heutzutage reichlich beobachtet, dann muß man aber doch bedenken, daß die durch rapide Teilung entstandenen Zellen zunächst nicht ihre endgültige Dimension besitzen, sondern bedeutend kleiner sind und erst mehr oder weniger schnell zu ihrer normalen Größe heranwachsen müssen, die einige bereits erreicht haben, während andere noch weiter in ihrem Wachstum zurückgeblieben sind. Es liegt auf der Hand, daß hierbei im allgemeinen ein Überschuß von Zellen gebildet wird, die nun nicht wieder zurückgebildet werden, sondern, zunächst an der weiteren Ausbildung verhindert, auf einer niedrigen Entwicklungsstufe verharren, falls sie an dem Ort, an dem sie sich befinden, nicht störend auf die Tätigkeit des betreffenden Gewebes einwirken. (Es sei hier übrigens auf die wahrscheinlich irrige Beobachtung Poyarcoffs hingewiesen, daß in dem Mitteldarmepithel der von ihm untersuchten Chrysomelidenlarve [1910] mitunter aufwachsende Epithelmutterzellen von den umliegenden Epithelzellen verdaut werden. Es wäre dies jedenfalls ein für den Mitteldarm der Insekten einzig dastehendes Verhalten.)

Mit der Verhinderung an der definitiven Ausbildung bewahrten die überschüssigen Zellen embryonale Charaktere, sowohl rein morphologisch in dem Bau ihres Kernes und Plasmas, als auch physiologisch in der Fähigkeit, sich zu teilen. Ebenso wenig verloren sie jedoch die Fähigkeit, sich zu den gewöhnlichen Epithelzellen auszubilden. Sie taten dies auch, sobald eine, sei es durch Abstoßung einzelner Zellen, sei es durch Wachstum des Darmes hervorgerufene Lücke in dem Epithel die Einschiebung neuer Elemente nötig machte. Durch vorherige Teilung war dafür gesorgt, daß bei weiterem Auftreten von Lücken immer neues Ersatzmaterial vorhanden war.

Es kann hier nun nicht näher darauf eingegangen werden, wie die von mir angenommene hypothetische Urform sonst organisiert gewesen sein mag, und wie ihre Umbildung in die heutigen Insekten vor sich ging. Es besteht jedenfalls die Tatsache, daß sie, zunächst noch nicht mit einer Chitincuticula der Epidermis versehen, aus irgend einem Grunde mit der Ausscheidung dieser so wenig plastischen und dehnungsfähigen Körperbedeckung begann und nunmehr ganz eigenartige Entwicklungswege einschlug, die zu der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Formen führten, wie wir sie unter den Insekten heutzutage beobachten.

Wie aus der zunächst noch epimorphen Entwicklung die metabolische hervorgegangen ist, wie die Entstehung der verschiedenen Larvenformen, der Verwandlungen, die die Jugendformen durchzumachen haben, bevor sie zu dem geschlechtsreifen ausgebildeten Insekt werden, zu denken ist, haben Deegener (1909, 1911) und Pérez (1910) klargelegt. (Vgl. auch die Arbeiten von Heymons [1907] und Börner [1909].)

Mir kommt es hier nur darauf an, zu untersuchen, wie die Ausbildung der Chitincuticula der Insekten und die sich daraus ergebenden periodischen Häutungen modifizierend auf die Wachstumsvorgänge im Mitteldarmepithel eingewirkt haben mögen.

Die phylogenetisch eben erst entstandenen Insekten (von denen wie gesagt, dahingestellt bleiben muß, ob sie in der Tat schon im wesentlichen unseren heutigen Formen glichen und deren Namen verdienen) besaßen ein Mitteldarmepithel mit den oben für die noch nicht chitinisierten Ausgangsformen beschriebenen Eigenschaften. Es wuchs kontinuierlich durch Teilung der alten Zellen, vor allen Dingen aber durch Einschiebung jugendlicher Elemente von der Basis her. Die ausgewachsenen Zellen hatten eine verhältnismäßig nur kurze Lebensdauer und wurden bald in das Darmlumen abgestoßen, weshalb eben jugendliche Ersatzzellen nötig waren.

Dieser hypothetische ursprüngliche Zustand hat sich fast genau bei den Tenthrediniden erhalten (*Arge*). Auch hier beobachtet man ein fortwährendes Aufwachsen der Epithelmutterzellen unabhängig von den Häutungen, Abstoßung seniler Zellen findet ebenfalls, allerdings nur in beschränktem Maße statt, auch deutet das Vorhandensein mehrkerniger tätiger Epithelzellen auf eine Vermehrung derselben durch Teilung hin, wenngleich hierfür der strikte Beweis nicht erbracht werden konnte. Daß bereits voll ausgebildete Zellen des Mitteldarmes sich noch teilen können, lehren außer FRENZELS Mitteilungen die Untersuchungen von FOLSOM und WELLES an Collembolen, bei denen dadurch allein das Längenwachstum dieses Darmabschnittes bewerkstelligt wird, von POYARCOFF [1910] an einer Chrysomelidenlarve, bei der allerdings die eine der durch die Teilung entstandenen Zellen alsbald in das Darmlumen abgestoßen wird, und von CARNOY (1885), der direkte Kernteilung im Mitteldarmepithel von *Aphrophora spumaria* beobachtet hat.

Etwas weiter als die Tenthrediniden haben sich die Musciden — wohlbemerkt nur in bezug auf die Wachstumsvorgänge im Mitteldarmepithel der Larve — von der Ausgangsform entfernt, da bei ihnen eine Abstoßung oder Teilung der ausgebildeten Epithelzellen nicht mehr beobachtet wird.

Wir sehen also, daß bei gewissen Insekten die Häutungen ohne tieferen Einfluß auf die Wachstumsvorgänge im Mitteldarm geblieben sind. Wo sich jedoch ein solcher Einfluß bemerkbar macht, führt er zur Verschiebung dieser Vorgänge in die Zeit der Häutung. Das Wachstum des Mitteldarmes wird ein periodisches, ebenso wie das Wachstum des ganzen Körpers. Dem Prinzip, nach dem sich die Größenzunahme der mit einer so wenig dehnungsfähigen Hülle versehenen Insekten richtet, wird das Wachstum des Darmes ebenfalls angepaßt, und es ist schon rein mechanisch leicht zu verstehen, daß, wenn der Körper nur in gewissen Intervallen zu wachsen vermag, auch die Ausdehnung des Darmkanals einem ähnlichen Gesetz untergeordnet wird.

DEEGENER hat diese Ideengänge näher entwickelt (1909). Nachdem er darauf hingewiesen hat, daß *Stomodaeum* und *Proctodaeum* als mit einer Chitinauskleidung versehene Darmabschnitte durch die Häutung unmittelbar betroffen und demzufolge während dieser Zeit funktionslos werden, fährt er fort: »Diese Ruhepause wurde dem Mitteldarm aufgezwungen, dessen ursprünglich wohl kontinuierliche Epithelregeneration so zu einer periodischen wurde. Der Mitteldarm wird also durch die Häutung erst indirekt beeinflußt, da er als verdauender Darmabschnitt funktionslos wird, sobald der zuführende

Abschnitt, der ganze Vorderdarm, sich im Zustand der Funktionsunfähigkeit befindet. So konnte er, um zwischen den Häutungsperioden ununterbrochen in voller Tätigkeit zu sein, das Ersatzmaterial für sein Epithel, ähnlich wie Vorder- und Enddarm an ihren jüngsten Partien, in Gestalt morphologisch und physiologisch indifferenter, aber determinierter Zellhäufchen (»Imaginalinseln«) bis zur gelegenen Zeit, d. h. bis zur Häutung aufsparen.«

Wo den Epithelzellen nur eine kurze Lebensdauer beschieden ist, erfolgt ihre ursprünglich kontinuierliche Abstoßung zur Zeit der Häutung; wird die Entfernung der unbrauchbar gewordenen Elemente eine massenhafte, so kommt es zur Ausbildung der von SOMMER und PROWAZEK an Collembolen beobachteten Vorgänge, auch die allerdings, wie gesagt, der Nachprüfung bedürftigen Mitteilungen von VERSON über die Raupe des Seidenspinners sind hier zu erwähnen.

Ist jedoch die Lebensdauer der Epithelzellen eine längere, ihre periodische Abstoßung daher eine überflüssige, so entstehen die Verhältnisse, die wir bei *Deil. euph.* kennen gelernt haben.

Auf einer etwas ursprünglicheren Stufe findet neben der periodischen Einschiebung einer beträchtlichen Anzahl von Epithelmutterzellen während der Häutung auch eine, natürlich bei weitem nicht so lebhafte, kontinuierliche Proliferation derselben in den Zwischenzeiten statt (*Hyp. evon.*, *Melas. 20punct.*). Ein ähnliches Verhalten dürfte nach DEEGENERS Untersuchungen 1908 an *Malacosoma castrensis* zu beobachten sein, wo möglicherweise auch Entwicklungsvorgänge vorliegen, die sich den bei den Collembolen stattfindenden nähern, da DEEGENER bei *Malac. castr.* eine, wenn auch vereinzelte, Abstoßung von Zellen in der Zeit zwischen den Häutungen konstatieren konnte.

Bei *Deil. euph.* ist dann tatsächlich das Wachstum des Darmes ein rein periodisches geworden. Eine Proliferation der Epithelmutterzellen ist nur noch während der Häutung zu bemerken.

Auch in anderen Arthropodenklassen mögen ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie bei den Insekten kennen gelernt haben. Wie in der Einleitung bereits gesagt wurde, stoßen nach v. RATH (1890) z. B. gewisse Myriopoden (*Polydesmus*) während der Häutung ihr gesamtes Mitteldarmepithel ab. Doch sind genauere Untersuchungen auf diesem Gebiete bisher noch nicht bekannt geworden.

Eine andere Entwicklungsrichtung wie die bisher beschriebene scheinen die Ephemeriden, eine nach Ansicht mehrerer Forscher (BÖRNER [1909]) höchstwahrscheinlich sehr altertümliche Insektengruppe, eingeschlagen zu haben. Das Wachstum des Mitteldarmes ist hier nicht an die »Regenerationsinseln« gebunden, da solche im Mitteldarmepithel der Ephemeriden nicht vorkommen sollen. FRITZE [1889] erwähnt ausdrücklich, daß er bei seinen Untersuchungen über den Darmkanal der Ephemeriden nie auf Zellen gestoßen sei, die den Zweck gehabt haben könnten, an Stelle der alten zugrunde gegangenen Epithelzellen zu treten. Das Darmwachstum dürfte hier nach LEUE [1911] vielmehr derart geschehen, daß die Zellen des hinteren Imaginalringes, der an der Grenze von Mittel- und Enddarm liegt, sich allmählich abflachen und kontinuierlich in das Darmepithel übergehen. Der Unterschied gegen die übrigen Insekten würde dann hier nur darin liegen, daß das Material für die neuen Epithelzellen aus einem einzigen, am hinteren Ende des Mitteldarmes gelegenen Regenerationsherd entnommen wird.

Es fragt sich nun, wie die völlige Abstoßung des gesamten Mitteldarmepithels während jeder Häutung bei den Larven von *Dermestes* und *Anthrenus* zu verstehen ist. Hiermit ist aufs engste eine weitere Frage verknüpft, nämlich: was bedeutet das Auftreten eines spezifischen Mitteldarmepithels in der Puppe, wie es besonders DEEGENER (1904) bei *Cybister* beobachtet hat und allem Anschein nach noch bei mehreren anderen Insekten zu verzeichnen ist. Wenigstens lassen sich nach PÉREZ (1908) gewisse Vorgänge in der Mitteldarmmetamorphose bei *Calliphora* und einigen Ameisen durch die Annahme eines allerdings in höchstem Grade rudimentär gewordenen spezifischen Mitteldarmepithels der Puppe erklären.

Auf den ersten Blick bieten uns anscheinend die durch SOMMER, PROWAZEK und MÖBUSZ bekannt gewordenen Fälle periodischer Mitteldarmhäutung eine Handhabe zur Erklärung dieser eigenartigen Tatsache. Ich habe bereits gezeigt, daß es bei einigen Insekten im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung zu einem Verhalten des Mitteldarmes derart gekommen ist, daß dieser in mehr oder minder regelmäßigen Intervallen zusammen mit jeder äußeren Häutung auch sein Epithel völlig abstößt und erneuert. Aus gewissen, weiter unten näher zu besprechenden Gründen habe ich allerdings *Dermestes* zunächst von der Betrachtung ausgeschlossen. Es wäre dann das Vorhandensein eines der Puppe eigentümlichen Mitteldarmepithels sehr einfach dadurch zu erklären, daß eben bei der betreffenden Form mit jeder Häutung auch eine Totalregeneration des Mitteldarmepithels verbunden, oder, wenn nicht beobachtet, doch wenigstens ursprünglich vorhanden gewesen sei. Da Puppe und Larve in letzter Linie auf dieselbe Urform zurückzuführen sind, hätte sich dann in den betreffenden Fällen in der Metamorphose, mit der zwei äußere Häutungen verknüpft sind, ein derartiger Zustand erhalten, so daß das Mitteldarmepithel tatsächlich zweimal entfernt werden müßte. Die Häutung zur Puppe bedeutet die Abstoßung des letzten larvalen, die zur Imago die Abstoßung des pupalen Epithels, wobei eine Verschiebung insofern eintreten kann, als äußere und innere Häutung zeitlich nicht mehr zusammen zu fallen brauchen (s. auch DEEGENER [1911]).

Diese Erklärung, die in der Tat in gewissen Fällen eine stichhaltige sein mag, würde uns, wie schon angedeutet wurde, zu der Annahme zwingen, daß die Larven von *Calliphora* ursprünglich ihr Mitteldarmepithel während jeder Häutung erneuert hätten, daß dann sekundär dieser Vorgang zum Fortfall gekommen sei, sich aber noch in der hier mehr konservativen Puppe aus gewissen Gründen, wenn auch nur noch undeutlich erkennbar, erhalten habe; wir würden uns um so mehr für berechtigt zu dieser Annahme halten, als die *Calliphora*-Larven auch in anderer Hinsicht als sekundär stark verändert zu betrachten sind.

Da wir aber annehmen können, daß die *Calliphora*-Larve in Wirklichkeit im ganzen Lauf ihrer phylogenetischen Entwicklung niemals ihr Mitteldarmepithel periodisch erneuert hat, sehen wir uns gezwungen, für diesen Fall nach einer anderen Erklärung für das Auftreten eines spezifischen Puppenepithels zu suchen, die mit der eben ausgesprochenen Annahme in Einklang zu bringen ist, ohne doch damit der vorher gegebenen Erklärung jegliche Bedeutung absprechen zu wollen. Wie weit diese in der Tat berechtigt sein mag — für *Calliphora* kann sie nicht aufrecht erhalten werden — muß die Zukunft lehren. Wir sind leider nicht über das Verhalten des Mitteldarmes der *Cybister*-Larve während der Häutung unterrichtet, auch liegen genauere Untersuchungen über die Metamorphose von *Dermestes* und *Anthrenus* nicht vor, so daß sich zunächst noch keine Beispiele für ihre Richtigkeit anführen lassen.

Wie ist also die noch erkennbare Andeutung eines besonderen Mitteldarmepithels in der Puppe von *Calliphora* zu erklären?

Es könnte hier die Meinung ausgesprochen werden, daß bei großem Unterschiede des letzten larvalen Epithels gegen das imaginale in der Metamorphose das letztere nicht sofort gebildet werden kann, nachdem das erstere entfernt worden ist, daß die Puppe sich gewissermaßen gezwungen sieht, zunächst eine Art vermittelndes Epithel herzustellen. Es scheint diese Erklärung, so plausibel sie an sich aussehen mag, jedoch keine völlig befriedigende zu sein. Sie setzt voraus, daß tatsächlich in morphologischer und physiologischer Hinsicht weitgehende Unterschiede zwischen dem Mitteldarmepithel des letzten Larvenzustandes und der Imago bestehen müssen. um das Auftreten eines spezifischen Puppenepithels zu rechtfertigen. Im Falle der *Calliphora* kann dem ja nur noch rudimentären Puppenepithel eine vermittelnde Bedeutung natürlich nicht zugeschrieben werden. Überhaupt würde durch ein solches der Übergang vom larvalen zum imaginalen Epithel durchaus nicht erleichtert, sondern erschwert werden, da es ja seinerseits auch wieder gänzlich beseitigt werden muß. Andererseits sehen wir (z. B. bei Lepidopterenlarven), daß auch da, wo das Epithel des Mitteldarmes bei Larve und Imago sich sehr weit voneinander unterscheiden. während der Nymphose nach Abstoßung des letzten larvalen Epithels sofort das imaginale ausgebildet wird, sich hier also eine Zwischenstufe als unnötig erweist. Wir kommen somit zur Ablehnung des eben angeführten Standpunktes.

Doch nun endlich zur Beantwortung unserer Frage!

Wir können als sicher annehmen. daß die heutigen Insekten aus Formen mit epimorpher Entwicklung hervorgegangen sind, daß insbesondere die heutige Larve und Puppe (Subimago) der *Holometabola* nachträgliche Erwerbungen darstellen (s. besonders Deegener [1909]).

Wir teilen nun, um uns diesen Entwicklungsgang näher zu veranschaulichen. die im Laufe der individuellen Entwicklung des Urinsektes auftretenden Formen in drei Gruppen. In die Gruppe A vereinigen wir gewisse jugendliche Entwicklungszustände, in die Gruppe B spätere, in die Gruppe C endlich die letzten schon geschlechtsreifen Formen (die eventuell durch eine einzige repräsentiert sein können. Mehrere sind als möglich zu betrachten, da bereits vollausgebildete Insekten sich noch zu häuten vermögen, wie die Collembolen lehren). Die Gruppe C stellt also die Imago des Urinsektes dar. Ich betone ausdrücklich, daß die angeführte Gruppierung durchaus nicht den Sinn einer Einteilung haben soll und kann. Die Formen der Gruppe A gingen bei der ja noch als epimorph angenommenen Entwicklung des Urinsektes kontinuierlich in die der Gruppe B, diese in die der Gruppe C über. Die Einführung der Gruppen geschieht nur aus formalen Gründen, um eine kürzere und eindeutige Ausdrucksweise zu ermöglichen.

Die phylogenetische Weiterentwicklung des Urinsektes auf die heutigen *Holometabola* hin vollzog sich nun derart, daß aus den Zuständen der Gruppe A die heutigen Larven, aus denen der Gruppe B die heutige Puppe (Subimago), aus denen der Gruppe C die heutige Imago wurden.

Es ist hier nicht der Ort, näher auf diese Entwicklungsgänge einzugehen. In gewissen Fällen müßte man innerhalb der Hauptgruppen vielleicht noch gewisse Untergruppen einführen oder von vornherein eine größere Anzahl von Hauptgruppen aufstellen. Ich verweise auf die weiter oben bereits angeführten Arbeiten von DEEGENER, HEYMONS, PÉREZ u. a. und werde hier nur die Schicksale betrachten, denen der Mitteldarm während der Entwicklung des Urinsektes zum holometabolen Insekt möglicherweise unterworfen war.

1) Es kann von der weiteren Entwicklung der Gruppen A, B und C, deren sämtliche Zustände ja zunächst noch einen gleichen Mitteldarm hatten, dieser letztere Darmabschnitt unberührt geblieben sein. Es würde dann bei den betreffenden heutigen Insekten der Mitteldarm von Larve, Puppe und Imago wesentliche Übereinstimmung in morphologischer und physiologischer Hinsicht aufweisen. Es kommt nun nur noch darauf an, wie sich sein Wachstum gestaltete. Blieb es ein kontinuierliches oder wurde es ein periodisches, so daß in gewissen Intervallen ohne reichliche Zellabstoßung eine große Anzahl jugendlicher Elemente in das Epithel eingeschoben wurde, so mußte eine Metamorphose des Darmkanals beim Übergang der Larve in die Imago überhaupt unterbleiben. Es sind mir leider keine Beispiele für letzteren Fall bekannt, vielleicht verdient hier eine Mitteilung FRENZELS (1886) angeführt zu werden, der angibt, daß bei *Ephestia kühniella* eine Abstoßung des Mitteldarmepithels während der Nymphose nicht beobachtet wird. Wenn dagegen das Wachstum ein periodisches, verbunden mit teilweiser oder völliger Epithelregeneration wurde, so dürfen wir uns allerdings nicht wundern, in der Puppe ein besonderes Mitteldarmepithel vorzufinden. Hier ist möglicherweise *Cybister* anzuführen.

2) Ein weiterer extremer Fall wäre der, daß sowohl die Zustände der Gruppe A als auch die der Gruppe B und C in bezug auf den Mitteldarm getrennte Wege eingeschlagen hätten, so daß in diesem Falle heute Larve, Puppe und Imago einen gänzlich verschiedenen Mitteldarm besäßen. In diesem Fall müßte die Puppe immer ein spezifisches Mitteldarmepithel haben, ganz gleichgültig, ob das Wachstum des Mitteldarmes ein kontinuierliches blieb (*Calliphora*) oder ein periodisches mit oder ohne Abstoßung wurde. Der letztere Fall würde sich allerdings nicht immer sofort von dem unter 1. an letzter Stelle angeführten unterscheiden lassen.

3) A und C haben sich gleichartig entwickelt, B verschieden davon. Beispiele unbekannt und unwahrscheinlich.

4) A und B haben sich gleichartig entwickelt, C verschieden davon, Resultat: Larve und Puppe haben denselben Mitteldarm, Imago einen anders gestalteten. Blieb sein Wachstum ein kontinuierliches oder wurde es ein periodisches ohne Erneuerung, so hat die Puppe kein besonderes Mitteldarmepithel [Lepidoptera], wurde das Epithel mit den Häutungen jedesmal abgestoßen und regeneriert, so ist ihr ein solches zuzuschreiben. Sichere Beispiele unbekannt.

5) B und C haben sich gleichartig entwickelt, A verschieden davon. Resultat: Puppe und Imago haben denselben Mitteldarm, die Larve einen besonderen. Es braucht sich, selbst wenn die Larve ihr Mitteldarmepithel periodisch erneuert, kein spezifisches bei der Puppe auszubilden. Letzteres tritt nur ein, wenn die der Gruppe B und C angehörigen Formen schon frühzeitig eine periodische Abstoßung des gesamten Mitteldarmepithels erwarben.

Nicht zur Berücksichtigung gelangt sind in diesen theoretischen Erwägungen exzeptionelle Fälle (z. B. Poyarcoff [1910]) oder solche, bei denen die Entwicklungsrichtung ein oder mehrmals gewechselt hat. Die Anzahl der angeführten Beispiele ist eine geringe, da das vorhandene Tatsachenmaterial ein minimales ist. Erst die Zukunft wird lehren, ob die von mir vorgetragene Ansicht als eine richtige zu betrachten ist. Mit den bisher bekannten Fällen, und es sind deren allerdings nur wenige, läßt sie sich jedenfalls vereinigen.

Es sei noch kurz auf einige Schwierigkeiten hingewiesen, die sich bei der Einreihung gewisser Formen in das obige Schema ergeben könnten. Es ist nämlich möglich, daß das Puppenepithel nicht zur Ausbildung gelangt, trotzdem es als spezifisches Gebilde eigentlich vorhanden sein müßte. Wir haben dabei zu berücksichtigen, daß der Mitteldarm der Puppe als gar nicht oder nur in sehr beschränktem Maße funktionierendes Organ sehr leicht der Rückbildung verfallen kann, und wir dann die betreffende Form in dem oben aufgestellten Schema an einer Stelle unterbringen würden, wo sie eigentlich garnicht hingehört. Auch ist zu bemerken: trotzdem die heutige Imago nicht auf einen, sondern eine gewisse Anzahl von Entwicklungszuständen der Urform zurückzuführen ist, die ja durch Häutungen ineinander übergingen, unterbleibt heutigen Tages bei der überwältigenden Mehrheit der Insekten eine Häutung im voll ausgebildeten Zustand gänzlich aus Gründen, die hier nicht zu erörtern sind. Ein ursprünglich periodisches Wachstum des Mitteldarmes verbunden mit Epitheldegeneration und -regeneration braucht bei der heutigen Imago durchaus nicht mehr in dieser Form erhalten zu sein, da alle morphologischen Gründe für ein solches Verhalten des Mitteldarmes fortgefallen sind und nur noch eventuell physiologische in Betracht kommen.

Außerdem muß erwähnt werden, daß der Übergang aus dem Mitteldarmepithel eines Zustandes in das eines anderen sich durchaus nicht immer auf dem Wege der Abstoßung und Neubildung zu vollziehen braucht, selbst wenn Unterschiede vorhanden sind. Sind diese nur nicht zu einschneidende, so kann der Übergang sehr wohl durch einfache Umbildung geschehen. So hat Russ (1908) konstatiert, daß bei einigen Trichopteren der imaginale Darm dadurch gebildet wird, daß von dem pupalen nur ein Stück zur Abschnürung gelangt.

Wir sehen also, daß sich ein allgemein gültiges Schema für das Verhalten des Mitteldarmes der Insekten während der Häutung und der Metamorphose nicht aufstellen läßt. Bestimmend für das Auftreten eines spezifischen Mitteldarmepithels in der Puppe sind die Art und Weise des Wachstums desselben (kontinuierliches oder periodisches mit oder ohne Erneuerung) und außerdem noch der Grad der Übereinstimmung oder Verschiedenheit des larvalen, pupalen und imaginalen Darmes, wobei die phylogenetische Entwicklung zum nötigen Verständnis führt. Man wird mithin von Fall zu Fall entscheiden müssen, wie die betreffende Form in dieser Hinsicht zu beurteilen ist.

Wir kommen nunmehr zur Beurteilung der periodischen Mitteldarmepithelerneuerung bei der Larve von *Dermestes*, auf die ich bisher mit Absicht noch nicht näher eingegangen bin.

Die unmittelbare Ursache für die auffallend häufige Epithelabstoßung im Mitteldarm der *Dermestes*-Larve liegt einzig und allein in dem Vorhandensein jener basalen Chitinlamelle, die ein Längenwachstum des Darmes wegen ihrer geringen Dehnbarkeit nur in minimalem Umfange gestattet und daher, und zwar in kurzen Zwischenräumen, zur Abstoßung gebracht werden muß. Dabei wird jedesmal natürlich auch das axialwärts liegende Epithel mit entfernt.

Es ist nun zurzeit unmöglich, festzustellen, in welcher der von mir oben eingeführten Rubriken *Dermestes* einzuordnen ist, da wir weder über die Metamorphose noch über den Darm der Imago genaue Kenntnis besitzen. Ich werde, um diese Lücke auszufüllen, sobald es mir die Verhältnisse gestatten, spätestens jedoch im Laufe des nächsten Jahres mit den nötigen Untersuchungen beginnen und gegebenenfalls Mitteilung von den Resultaten machen und zu gleicher Zeit festzustellen versuchen, ob sich irgendetwas über die Gründe ermitteln läßt, die einige Insekten bewogen haben mögen, an der Basis ihres

Mitteldarmepithels eine Chitinlamelle zur Ausscheidung zu bringen, die im Verein mit der Intima des Vorder- und Enddarmes das ganze Tier in Form einer Chitinröhre durchzieht, die nur an den Übergangsstellen der drei Hauptabschnitte des Darmes unterbrochen zu sein scheint. Es ist fraglich, ob hier die Nahrung, die Lebensweise, Schutzbedürfnis gegen gewisse, vom Darmhohlraum her eindringende Parasiten eine Rolle gespielt haben, und ob möglicherweise auch den zur Beobachtung gelangten, bisher noch rätselhaften kugelförmigen Gebilden in der oberen Zellhälfte eine Bedeutung in dieser Hinsicht beizumessen ist. Zum Vergleich bei der Untersuchung wird *Anthrenus* herangezogen werden, wobei zu berücksichtigen sein wird, daß die Imago bei *Dermestes* dieselbe Lebensweise hat wie die Larve, bei *Anthrenus* hingegen nicht.

Ich habe in die Betrachtungen über die phylogenetische Entwicklung der im Mitteldarm der Insekten während der Häutung zur Beobachtung gelangenden Vorgänge *Dermestes* nicht einbezogen; denn wir haben keine sicheren Anhaltspunkte dafür, wann im Laufe der Phylogenesis dieser Form die basale Chitinlamelle am Mitteldarm zur Ausbildung gelangt ist und ob sie vielleicht eine nachträgliche Erwerbung der Larve darstellt. Die Zukunft wird hier möglicherweise Aufklärung schaffen.

Ich habe bereits in der Einleitung darauf hingewiesen, welche allgemeinen Sätze Möbusz an seine und Sommers Entdeckung der mit den Häutungen zusammenfallenden periodischen Epithelerneuerungen im Mitteldarm einiger Insekten knüpft. Man wird im Gegensatz zu Möbusz nur ohne Kenntnis der inneren Vorgänge die Meinung aussprechen können, daß die Metamorphose allgemein eine intensive Häutung, die Häutung eine abgeschwächte Metamorphose sei. Beide Vorgänge haben, rein äußerlich betrachtet, allerdings den Zweck, das Tier auf seine volle Organisationshöhe zu bringen und tun das auch, nur die Häutung »abgeschwächt«, d. h. ohne daß (bei den holometabolen Insekten) die Ähnlichkeit der Jugendform mit der Imago immer mehr hervortritt, sondern zunächst nur Größenzunahme zu beobachten ist, die Metamorphose »intensiver«, indem nun aus dem letzten, von der Imago noch wesentlich verschiedenen Larvenstadium durch eine zweimalige Häutung das Tier in seiner endgültigen Gestalt hervorgeht. Bei genauerer Betrachtung tritt aber der grundlegende Unterschied zwischen Larvenhäutung und Metamorphose klar zutage.

Auf die Häutung zur Puppe folgt unaufhaltsam die kontinuierliche Entwicklung zur Imago, an die Larvenhäutung schließt sich in der

Regel ein dem vorhergehenden im wesentlichen gleiches Larvenstadium an. Wo Fälle der totalen Epithelregeneration während der Häutung beobachtet werden, ist das neue Epithel dem alten gleich (abgesehen von einem Wachstum), während es in der Metamorphose im allgemeinen zur Ausbildung eines mehr oder weniger abweichend gebauten Mitteldarms kommt. Das sind wesentliche Unterschiede, die eine tiefere Bedeutung haben, als sich auf den ersten Blick zeigt, und, wie gesagt, aus dem phylogenetischen Gewordensein von Larve und Puppe zu erklären sind.

Mit der Häutung zur Puppe setzt die Rekapitulation eines anderen phylogenetischen Stadiums ein, als desjenigen, auf das die Larve zurückzuführen ist. Der Puppe liegt eben ein anderer Jugendzustand der ursprünglichen Imago zugrunde als der Larve. Würde die Larvenhäutung dieselbe Bedeutung besitzen (wenn auch in weniger erkennbarem Maße) wie die Häutung zur Puppe, so müßte man annehmen, daß jedes Larvenstadium sich aus einem besonderen Jugendzustand (oder einer gewissen Reihe von im wesentlichen gleichen Jugendzuständen) der Urimago entwickelt habe, eine Ansicht, zu der wir durch die bisher bekannt gewordenen, anderweitig erklärbaren Fälle von Mitteldarmepithelerneuerung (und überhaupt der inneren Vorgänge) während der Häutung nicht gezwungen werden. Man wäre zum Beispiel genötigt, anzunehmen, daß bei *Dermestes* sich eine nicht unbeträchtliche Anzahl getrennter Jugendzustände der Urimago erhalten hätten, die sich dann alle sekundär zur gleichen Form, nämlich der heutigen Larve verändert haben müßten.

Die jedesmalige Häutung bedeutet hier nicht den Übergang in ein neues phylogenetisches Stadium. Die periodische Mitteldarmepithelerneuerung ist an die eventuell nachträglich erworbene basale Chitinlamelle geknüpft, die Abstoßung ursprünglich vielleicht nicht einmal ein mit der äußeren Häutung zusammenfallender Vorgang gewesen. Sie ist ein Wachstumsvorgang, möglicherweise allerdings nicht ohne physiologische Nebenbedeutung. Wir beobachten solche durch das Vorhandensein einer basalen Chitinschicht bedingten Regenerationsvorgänge auch im Mitteldarm anderer Insekten (BIZZOZERO [1893], RENGEL [1898]), ohne daß mit ihnen auch immer die Häutung der äußeren Cuticula erfolgen müßte. Die Gründe für die periodische Abstoßung der basalen Chitinlamelle im Mitteldarm der von RENGEL genauer untersuchten Käfer liegen allerdings nicht im Wachstum (wobei zu bedenken ist, daß auch erwachsene Insekten sich noch zu häuten vermögen: die Collembolen), sie mögen in der chemischen

Veränderung der Lamelle liegen, vielleicht soll auch dem Secrete, das in den durch sie verschlossenen Crypten bereitet wird, der freie Eintritt in das Darmlumen gestattet werden.

Die anderweitigen durch Sommer, Prowazek und Verson bekannt gewordenen Fälle von Mitteldarmhäutung sind Vorgänge, die ursprünglich nichts mit der Häutung zu tun hatten und sich aus einfacheren Verhältnissen entwickelt haben dürften, wie ich weiter oben bereits gezeigt habe.

Nach alledem können wir bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse durch nichts veranlaßt werden, die Häutung als abgeschwächte Metamorphose aufzufassen, selbst wenn sich herausstellen sollte, daß in einigen Fällen die Umwandlungen des Darmkanals während der Nymphose die gleichen sein sollten wie während der Häutung[1].

Hiermit steht und fällt auch der weitere von Möbusz ausgesprochene Satz: »Häutungen der Ametabola = Larvenhäutungen + Metamorphose der Holometabola«, ein Satz, der rein äußerlich noch bestechender erscheint als der erste. In der Tat führen ja die sämtlichen Häutungen der Ametabola zu demselben Resultat wie die sämtlichen Häutungen der Holometabola, nämlich zur Ausbildung der definitiven geschlechtsreifen Endform. Ob aber durch die Formel auch der wahren phylogenetischen Bedeutung der Häutungen und der Metamorphose entsprochen wird, bleibt dahingestellt.

Wenn die Ansicht von Folsom und Welles richtig ist, die der »Mitteldarmhäutung der Collembolen eine excretorische Bedeutung beimessen, wenn daher die ganzen sich im Mitteldarm der Collembolen während der Häutung abspielenden Vorgänge als sekundäre zu betrachten sind, die mit der Häutung und Metamorphose der holometabolen Insekten nicht das geringste zu tun haben, so ist die Anschauung von Möbusz auch aus anderen als den von mir angegebenen Gründen widerlegt.

Ehe ich diese Arbeit abbreche, will ich noch kurz auf eine Streitfrage eingehen, die seinerzeit, vor nunmehr 20 Jahren zwischen Frenzel (1891) einerseits und Ziegler und v. Rath (1891) andererseits eingehend erörtert wurde, und in die u. a. auch Verson (1891) und Löwit (1891) eingegriffen haben, die Frage, inwieweit der amitotischen Kernteilung eine regenerative Bedeutung beizumessen sei. Während **Frenzel** geneigt ist, ihr eine solche zuzuschreiben, sind **Ziegler** und v. **Rath** entgegengesetzter Meinung und wollen sie nur auf die mitotische Teilung beschränken. Uns interessiert hier vor allen Dingen ein Ausspruch der letzteren Autoren: »Das Auftreten der Mitosen ist häufig ein periodisches und steht vielleicht bei manchen Arthropoden mit den periodischen Häutungen in Beziehung«, eine Meinung, deren Richtigkeit durch die vorliegende Arbeit bewiesen wird; im übrigen ist hier nicht der Ort, weiteres Material für die eine oder die andere Ansicht zusammen zu tragen.

---

[1] Es wäre natürlich a priori nicht ohne weiteres abzulehnen, daß es bei gewissen Insekten zur Ausbildung zweier oder mehrerer verschiedener Larvenformen gekommen ist, die auf verschiedene Jugendzustände der Urimago zurückzuführen sein würden und eventuell sogar durch ein der heutigen Puppe ähnliches Entwicklungsstadium verbunden sein können (Hypermetamorphose).

Berlin, im April 1912.

Literaturverzeichnis.

1. 1890. G. **Adlerz**, Om digestionssecretionem jemte nagra dermed sammanhängande fenomen hos insecter och myriopoder. Bih. Svenska Acad. Handl. Bd. XVI. Afd. 4. Nr. 2. 56 p. 5 Taf.
2. 1901. J. **Anglas**, Quelques remarques sur les métamorphoses internes des Hyménoptères. Bull. Soc. Entom. de France. p. 104—107.
3. 1902. H. **Anthony**, The Metamorphosis of Sisyra. Amer. Naturalist. Vol. XXXVI. p. 615—631. 18 fig.
4. 1890. E. G. **Balbiani**, Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif du Cryptops. Arch. Z. Expér. (2). Tome VIII. p. 1—82. 6 Taf.
5. 1858. S. **Basch**, Untersuchungen über das chylopoetische und uropoetische System der Blatta orientalis. Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. der Akad. Wien. Bd. XXXIII. S. 234—260. 5 Taf.
6. 1886. H. **Beauregard**, Recherches sur les Insectes vésicants. II. Tube digestif. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Tome XXII. p. 242—284. 4 Taf.
7. 1893. G. **Bizzozero**, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII. S. 82—152. 4 Taf.
8. 1893. **Bordas**. Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. Compt. Rend. Paris. T. CXVIII. p. 1423—1425.
9. 1909. C. **Börner**, Die Verwandlungen der Insekten. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde. Berlin. S. 290—311. 10 Fig.
10. 1875. M. **Braun**, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von Astacus fluviatilis. Arb. aus d. zool. Inst. zu Würzburg. Bd. II. S. 121—166. 2 Taf.
11. 1892. E. **Bugnion**, Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les moeurs de l'Encyrtus fuscicollis. Recueil zool. suisse S. I. Bd. V. S. 433—534. 6 Taf.

12. 1885. J. B. Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule. T. I. p. 191—440. 8 Taf.

13. 1904. P. Deegener, Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XX. S. 499—676. 11 Taf.

14. 1908. — Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. 2. Teil. Malacosoma castrensis L. Zool. Jahrb., Abt. Morph. Bd. XXVI. S. 45—182. 5 Taf.

15. 1909. — Beiträge zur Kenntnis der Darmsecretion. 1. Teil. Deilephila euphorbiae L. Arch. f. Naturg. 75. Jahrg. S. 71—110. 2 Taf.

16. 1909. — Die Metamorphose der Insekten. Leipzig und Berlin. 56 Seiten.

17. 1910. — Beiträge zur Kenntnis der Darmsecretion. II. Teil. Macrodytes (Dytiscus) circumcinctus Ahr. Arch. f. Naturg. 76. Jahrg. Bd. I. S. 27—43.

18. 1911. — Zur Beurteilung der Insektenpuppe. Zool. Anz. Bd. XXXVII. S. 495—505.

19. 1909. J. Mc Dunnough, Über den Bau des Darmes und seiner Anhänge von Chrysopa perla L. Arch. f. Naturg. 75. Jahrg. S. 313—360. 5 Taf.

20. 1887. V. Faussek, Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. Hft. 3. S. 694—712. 1 Taf.

21. 1890. H. T. Fernald, The Relationships of Arthropods. Studies Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Baltimore. p. 431—513. 3 Taf.

22. 1906. J. W. Folsom and Miriam N. Welles, Epithelial degeneration, regeneration, and secretion in the mid-intestine of Collembola. The University Studies. Vol. II. p. (97)—(136). 9 Taf. University of Illinois, Urbana.

23. 1882. J. Frenzel, Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve von Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berl. entom. Zeitschr. Bd. XXVI. S. 267—316.

24. 1885. J. Frenzel, Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. S. 137 bis 190. 2 Taf.

25. 1886. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. S. 229—306. 3 Taf.

26. 1891. — Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 558—565.

27. 1889. A. Fritze, Über den Darmkanal der Ephemeriden. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg. Bd. IV. S. (58)—(82). 2 Taf.

28. 1890. A. van Gehuchten, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. 1. Partie. Etude du revêtement épithélial et recherches sur la sécrétion. La Cellule. T. VI. p. 183—291. 6 tab.

29. 1907. R. Heymons, Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. Ergeb. Fortschr. Zool. Jena. Bd. I. S. 137—188. 7 Fig.

30. 1909. H. Holtz, Von der Secretion und Absorption der Darmzellen bei Nematus. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. XXXIX. S. 681—696. 1 Abb. 4 Taf.

31. 1899. W. Karawaiew, Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von Anobium paniceum. Biol. Centralbl. Bd. XIX. S. 122—130, 161—171, 196—202. 19 Fig.

32. 1901—1905. Fr. W. Konow, Systematische Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen Chalastogastra (Hymenopterum Subordo tertius). Bd. I. Teschendorf bei Stargard.

33. 1887. A. Kowalevsky, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. S. 542 bis 594. 5 Taf.

34. 1857. A. Labouthène, Recherches sur les appareils de la digestion et de la réproduction du Buprestis manca. Arch. Entom. (Thomson). T. I. p. 204—236. 2 tab.

35. 1908. H. Lameere, La paléontologie et les métamorphoses des Insectes. Ann. Soc. Ent. Belg. Bd. LII. p. 127—147. 10 fig.

36. 1911. M. Lampe, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Larve von Sisyra fuscata Fabr. Inaug. Diss. Berlin. 55 Seiten.

37. 1908. W. D. van Leeuwen, Beiträge zur Kenntnis der Metamorphosen. Die mikroskopische Anatomie des Darmkanals und dessen Drüsen von Isosoma graminicola Giraud. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. S. II. Deel. 11. p. 1—35. 2 Taf.

38. 1911. F. W. Leue, Beiträge zur Kenntnis der Ephemeriden. Untersuchungen über die Larve von Heptagenia sulphurea Müller. Inaug. Diss. Berlin. 48 Seiten.

39. 1886. J. List, Über Becherzellen und Leydigsche Zellen (Schleimzellen). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. S. 543—552. 1 Taf.

40. 1891. M. Löwit, Über amitotische Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 513—516.

41. 1907. H. Lübben, Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXIV. S. 71—128. 3 Taf.

42. 1903. A. Martynow, Über den Ursprung der peritrophen Hüllen bei den Larven der Insekten (russisch). Referat: A. Adelung, Zool. Centralbl. 1904. Bd. XI. S. 316.

43. 1876. P. Mayer, Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Eine akademische Preisschrift. Jen. Zeit. f. Naturw. Bd. X. S. 125—221.

44. 1897. A. Möbusz, Über den Darmkanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen über Epithelregeneration. Arch. f. Naturg. Bd XXIII. I. S. 89—128. 3 Taf.

45. 1908. Ch. Pérez, Rénovation épithéliale de l'intestin moyen chez les Muscides. C. R. Soc. biol. Paris. T. LXIV. S. 694—695.

46. 1910. — Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles. Bull. Sc. France Belg. S. VII. T. XLIV. p. 221.

47. 1911. E. Petersen, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Darmkanals der Schmetterlinge. Jen. Zeit. Naturw. Bd. XXVII. S. 161 bis 216. 27 Fig.

48. 1910. E. Poyarcoff, Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galéruque de l'Orme). Arch. d'Anat. micr. T. XII. Fasc. 3. p. 333—474. 69 fig.

49. 1900. S. Prowazek, Bau und Entwicklung der Collembolen. Arch. zool. Inst. Wien. Bd. XII.

50. 1890. O. vom Rath, Über die Fortpflanzung der Diplopoden (Chilopoden). Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. V. S. 1—28. 1 Taf.

51. 1889. J. van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Spengels zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. III. S. 1—134. 2 Taf. 10 Fig.

52. 1897. C. Rengel, Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. S. 1—60. 1 Taf.

53. 1898. — Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. S. 440—455. 1 Taf.

54. 1894. E. de Rouville, Sur la genèse de l'épithélium intestinal. Compt. Rend. Paris. Bd. CXX. S. 50—52.

55. 1907. E. Russ, Über die postembryonale Entwicklung des Mitteldarmes bei den Trichopteren (Anabolia laevis Zett). Zool. Anz. Bd. XXXI. S. 708—710.

56. 1908. — Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals der Trichopteren (Anabolia laevis Zett). Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXV. S. 675 bis 770. 4 Taf.

57. 1895. J. Sadones, L'appareil digestif et respiratoire et larvaire des Odonates. La Cellule. T. XI. Fasc. I. p. 271—325. 3 Taf.

58. 1883. P. Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. S. 71—135. 3 Taf.

59. 1890. A. Schneider, Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beiträge. (Herausgegeben von A. Schneider.) Bd. II. S. 82—96. 3 Taf.

60. 1902. K. C. Schneider, Lehrbuch d. vergleichenden Histologie d. Tiere. Jena.

61. 1867. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. mikr. Anat. Bd. III. S. 137—203. 7 Taf.

62. 1878. H. Simroth, Über den Darmkanal der Larve von Osmoderma eremita mit seinen Anhängen. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. 3. Folge. Bd. III. S. 493—518. 3 Taf.

63. 1885. A. Sommer, Über Macrotoma plumbea. Beiträge zur Kenntnis der Poduriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. S. 683—718. 2 Taf.

64. 1902. A. Vaney, Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Ann. de l'Univ. de Lyon. N. S. 1. Sci., méd. Fasc. 9. 178 p. 4 tabl.

65. 1891. E. Verson, Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI. p. 513—516.

66. 1897, 1898. — Zur Entwicklung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. Zool. Anz. Bd. XX. p. 301—302. Bd. XXI. S. 431—435.

67. 1905. — Zur Entwicklung des Darmkanals bei Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. S. 523—600. 4 Taf.

68. 1911. — Beitrag zur näheren Kenntnis der Häutung und der Häutungsdrüsen bei Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. S. 457 —480. 2 Taf.

69. 1864. A. WEISSMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. S. 187—336. 7 Taf.

70. 1891. H. E. ZIEGLER und O. VOM RATH, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 744—757.

71. 1891. H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. S. 372—389.

Erklärung der Abbildungen.

(Nähere Erklärungen siehe im Text.)

Tafel I.

Fig. 1—11. *Deilephila euphorbiae.* Vergr. 500/1.
Emp, Epithelmutterzellen;
Stb, Stäbchensaum;
Nut.Z, Nutritorische Zone;
Sph, Sphärocyten;
Ca, Calycocyten;
Mit, Mitose (Aster);
J.Ca, jugendliche Calycocyte.
Fig. 12—14. *Hyponomeuta evonymella.* Vergr. 500/1.
Fig. 15—19. *Arge.* Vergr. 500/1.
Fig. 20—23. *Calliphora.* Vergr. 500/1.
Fig. 24—25. *Melasoma 20punct.* Vergr. 500/1.

Tafel II.

Fig. 26—34. *Dermestes lardarius.* Fig. 26—28, 31—32, 34 Vergr. 900/1. Fig. 29 u. 30 Vergr. 500/1. Fig. 33 Vergr. 26/1.
B.ch, basale Chitinlamelle;
R, Reste der Bildungszellen derselben;
Stm, Stützmembran;
Rg, Regenerationsinsel;
Stb, Stäbchensaum;
K, degenerierte Kerne im abgestoßenen Epithel.

Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis L.
Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.

Von

Carl Demandt.

(Aus dem zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit 74 Figuren im Text.

Die vorliegende Arbeit schließt sich an die Untersuchungen über die Muskulatur, das Nervensystem, die Respirationsorgane und den Darmkanal von *Dytiscus marginalis* an, welche bereits vor einiger Zeit erschienen. Wenn bei den vorliegenden Untersuchungen zunächst die gröbere Morphologie mehr betont wurde, wie dies z. B. für das Chitinskelet und die Muskulatur des Copulationsapparates gilt, so durfte doch die Struktur des keimerzeugenden und leitenden Apparates nicht unberücksichtigt bleiben. Es sei aber ausdrücklich betont, daß die feineren histologischen und cytologischen Vorgänge bei dieser Untersuchung nicht eingehend behandelt, sondern nur gestreift werden können, da es hier vor allem darauf ankam, eine Darstellung des gesamten Organsystems beim männlichen und weiblichen Tier zu geben und beide nach Möglichkeit in Vergleich zu setzen. Außerdem liegen über die Oogenese und Spermatogenese von *Dytiscus* und verwandte Formen ältere und neuere Untersuchungen vor, auf welche einzugehen später noch Gelegenheit sein wird.

Methoden.

Die Präparationen der Muskulatur und des Chitinskelettes des Copulationsapparates wurden mit Hilfe des Zeissschen Binoculars an dem nach Bauerscher Methode in Paraffin eingebetteten Objekte und die Zeichnungen mit Leitzscher Lupe und Zeichenapparat ausgeführt. Die Objekte, welche konserviert und geschnitten werden sollten, wurden schnell aus dem Körper herauspräpariert, meist ohne sie mit Kochsalzlösung in Berührung zu bringen, und sofort in Konservierungsflüssigkeit gebracht. Nur bei der schwierigen Präparation der Verbindungsstränge war ein Präparieren in Kochsalzlösung von höchstens 10 Minuten Dauer nicht zu umgehen. Um günstige Schnitte durch die Ovarien zu erhalten, wurde der Käfer ganz in Paraffin gebettet und die Ovarien frei präpariert. Dann wurden dieselben nur hinten mit dem Copulationsapparat losgetrennt, vorsichtig gestreckt und befestigt und direkt im Tierkörper mit Konservierungsflüssigkeit übergossen.

Als Konservierungsflüssigkeit wurde für Ovarien und Hoden Flemmingsches Gemisch (Chrom-Osmium-Essigsäure) angewandt, während die Ausführungsgänge meist mit Sublimat-Eisessig, kalt, konserviert wurden. Die Schnitte durch Hoden und Ovarien wurden mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt, während für die übrigen Organe die Doppelfärbung von Hämatoxylin (Delafield) — Eosin oder Hämatoxylin — van Gieson (Pikrinsäure-Säurefuchsin) angewandt wurde. Letztere Färbung erwies sich besonders bei dem männlichen Apparat für den Nachweis des Bindegewebes sehr günstig. Als Schnittdicke wurde für Ovarien, Hoden und Anhangsdrüsen des Männchens 4—6 μ gewählt, während für die übrigen Organe 7,5 μ Schnitte angefertigt wurden.

A. Der weibliche Apparat.

I. Orientierung des Apparates im Körper.

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis* (Fig. 1) liegt ventral im Abdomen des Käfers, und zwar nimmt der chitinöse Legeapparat den von den zwei letzten Körpersegmenten umschlossenen Raum ein. Der Legesäbel mit seinen Anhangsgebilden ragt jedoch bis zur Hinterkante des vierten Segmentes nach vorn. Der zur Verfügung stehende Raum wird dadurch sehr verringert, deshalb biegt die vorn aus dem Legesäbel hervortretende Scheide nach rechts und unten um. Diese Krümmung bedingt eine seitliche Verlagerung des übrigen Geschlechtsapparates nach rechts, so daß er etwas asymmetrisch zu liegen kommt (Fig. 1).

Die Ovarien liegen in ihrem vorderen Abschnitte den umfangreichen Beinmuskeln auf und sind infolgedessen in nach vorn aufsteigender Richtung orientiert.

In dieser Lage fixiert werden die Geschlechtsorgane zunächst durch die beiden Verbindungsstränge der Ovarien (Fig. 1 *vb*), welche dicht unter dem Herzen verlaufen und durch den Metathorax hindurch bis zum Mesothorax ziehen, wo sie sich am Mesoscutum ansetzen. Die Befestigung mit dem Chitinskelet des Legeapparates wird abgesehen von der in den Legesäbel übergehenden Scheide durch drei Muskelpaare bewirkt. Es handelt sich hier zunächst um zwei Paar Retractoren der Scheide, und zwar die kurzen und langen Retractoren.

Der kurze Retractor der Scheide (M. retractor vaginae brevis, Fig. 5 *rvb*) entspringt an den freien vorderen Ecken des Legesäbels, und zwar derart, daß die Fasern des Muskels sich auf der Membran ausbreiten, die sich hier an den Legesäbel anheftet. Sein Insertionspunkt liegt an der Scheide, kurz vor ihrem Eintritt in den Legesäbel. Der Muskel ist sehr flach und unscheinbar, so daß er leicht übersehen werden kann.

Der lange Retractor der Scheide (M. retractor vaginae longus, Fig. 7 *rvl*) wurde schon von STEIN richtig als lang und bandförmig beschrieben. Er entspringt an den inneren Ecken der Genitalklappen und inseriert an der Unterseite der Scheide, dicht hinter der Einmündung des Eierganges. Zu diesen beiden Muskelpaaren tritt noch ein drittes Paar, welches die Eileiter und damit auch die Ovarien ventral an dem Körperskelet befestigt. Es sind die Retractoren der Ovarien (M. retractor ovarii). Ihren Ursprung nehmen sie am Vorderrande des achten Sternites, dicht neben der Mittellinie des Körpers, und sie inserieren an den Eileitern kurz vor ihrer Vereinigung zum Eiergange. Sie sind ebenso lang wie die langen Retractoren der Scheide, jedoch nicht so breit und daher weniger kräftig.

Die beschriebenen drei Muskelpaare haben besonders die Aufgabe, die Scheide zu entlasten von dem Zuge, der auf sie ausgeübt wird, wenn der Käfer den Legesäbel zwecks Eiablage vorstreckt.

Weitere Befestigungsmittel der Weichteile des Geschlechtsapparates sind die Tracheen und zwar besonders diejenigen, welche vom Stigma des vierten und fünften Tergits ausgehen. Die Tracheen des vierten Tergits ziehen zu den Ovarien, soweit sie aus den Eiröhren zusammengesetzt sind, während die Tracheen des fünften Tergits sich auf dem Eierkelche ausbreiten. Die Tracheen umspinnen mit ihren feinen Verästelungen die Ovarien und Eierkelche nicht nur von außen, sondern dringen auch überall zwischen die Eiröhren und ihre Stiele ein.

Schließlich kommt wohl auch für die Fixierung der Geschlechtsorgane noch der Fettkörper in Betracht, der die Organe umhüllt und um sie einen lockeren Mantel, die sogenannte Peritonealhülle, bildet.

II. Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates.

An dem Geschlechtsapparate lassen sich vier Abschnitte unterscheiden: der erste umfaßt die keimbereitenden, der zweite die ausleitenden, der dritte die für die Befruchtung und der vierte die für die Copulation bestimmten Organe:

1) Die Eierstöcke oder Ovarien, bestehend aus
    a. den Verbindungssträngen (Fig. 1 *vb*),
    b. dem eigentlichen Ovarium, gebildet von den Eiröhren (*ov*),
    c. den Eiröhrenstielen (Fig. 1 *est*),
    d. dem Eierkelche (Fig. 1 *ek*).
2) Der Leitungsapparat, und zwar
    a. der Eileiter (Fig. 1 *el*),
    b. der Eiergang (Fig. 26 *eg*),
    c. die Scheide oder Vagina (Fig. 1 *va*).
3) Der Befruchtungsapparat:
    a. die Begattungstasche oder Bursa copulatrix mit ihrem Halse (Fig. 1 *bt*),
    b. der Samenbehälter oder das Receptaculum seminis (Fig. 1 *recs*),
    c. der Befruchtungsgang (Fig. 26 *bg*).
4) Der Legeapparat, und zwar
    a. das chitinöse Skelet,
    b. die Muskulatur.

Der Zusammenhang der unter zwei und drei genannten Organe geht besonders deutlich aus dem Schema Fig. 26 hervor.

Eierstöcke, Leitungsapparat und Befruchtungsapparat werden umhüllt von dem Fettgewebe, der Peritonealhülle. Sie ist ein lockeres, mehr oder weniger durchscheinendes Gewebe. Dem Ovarium, Eileiter und Eiergang liegt sie ziemlich dicht an und wird durch die zahlreichen Tracheen, die sie durchsetzen, mit ihnen fest verbunden. Infolge der weitmaschigen Struktur der Peritonealhülle sind die einzelnen Eiröhren und ihre Fächerung, meist auch die Eiröhrenstiele, von außen gut zu erkennen (Fig. 1). Im Bereiche der Scheide ist sie kompakter und demgemäß weniger durchsichtig. Auch liegt sie der Scheide und ihren Anhangsorganen nicht dicht auf, sondern umhüllt sie wie ein weiter Mantel.

1. Das Ovarium.

Die Eierstöcke von *Dytiscus marginalis* sind zwei umfangreiche Organe, die einen großen Teil der Höhlung des Abdomens ausfüllen

(Fig. 1 *ov*). In der Ruheperiode nach der Eiablage, in den Monaten Juni bis Februar, zeigen sie die Form von kurzen Spindeln. Ihre vorderen Enden sind jedoch zu den Verbindungssträngen ausgezogen und ihre Hinterenden zu den Eierkelchen halbkugelförmig abgerundet.

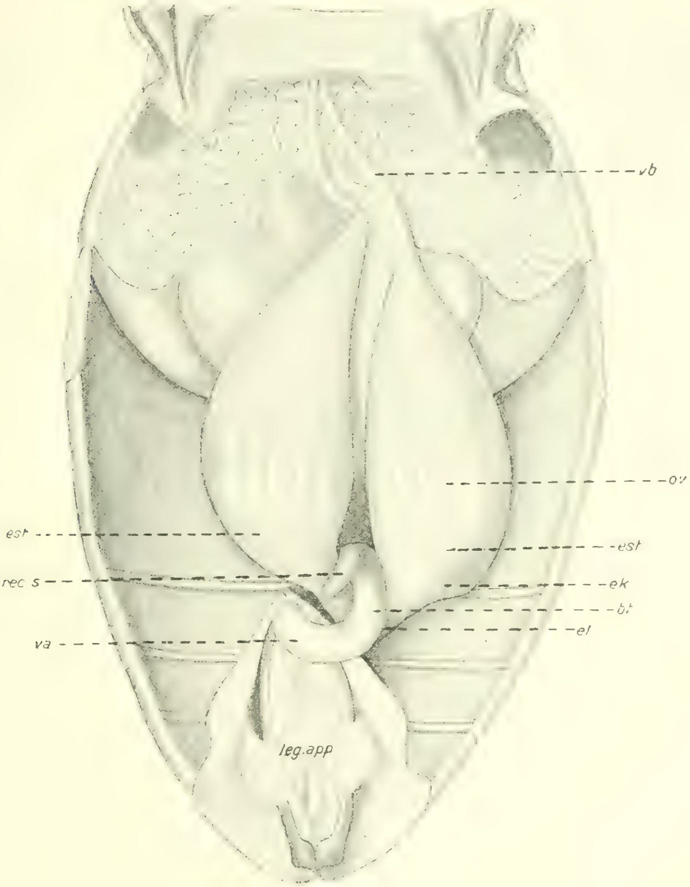


Fig. 1.

Zeigt den weiblichen Geschlechtsapparat in seiner natürlichen Lage im Abdomen. Im hinteren Teile den Legeapparat (*leg.app*), daran anschließend die Scheide (*va*), Begattungstasche (*bt*), Receptaculum (*recs*) und die Ovarien (*ov*) mit dem Eileiter (*el*), dem Eierkelch (*ek*) und den Verbindungssträngen (*vb*). Erklärung der Abkürzungen siehe auch S. 297. Vergr. 5/1.

Die Außenseiten der Spindeln sind bedeutend stärker gewölbt als die Innenseiten. Die Spindelform des Ovariums ist dadurch bedingt, daß die einzelnen dicht aneinander gelagerten Eiröhren nach hinten bedeutend an Umfang zunehmen. Im Frühjahr enthalten die Eierstöcke zahlreiche legereife Eier, und ihr Umfang ist infolgedessen weit größer, oft doppelt so groß wie in der Ruheperiode. Wie schon erwähnt, sind an dem Ovarium drei Abschnitte zu unterscheiden: die Verbindungsstränge, das eigentliche Ovarium oder die Eiröhren mit ihren Stielen und der Eierkelch.

a. Die Verbindungsstränge (Fig. 1 *vb*)

sind zwei kräftige, elastische Fäden, die, wie schon eingangs erwähnt, unterhalb des Herzens verlaufen. Sie heften sich an die ventralen Kanten der Chitinlamelle des Mesoscutums an (vgl. EUSCHER, Fig. 20) und zwar dort, wo diese am tiefsten in den Körper vorspringt[1]. Sie sind zusammengesetzt aus den Endfäden der Eiröhren, welche kurz vor ihrer Anheftung im Thorax sich zu einem einzigen Strange vereinigen. Von außen betrachtet lassen sie ihre Zusammensetzung aus den einzelnen Endfäden nicht erkennen, da die Peritonealhülle in diesem Abschnitte sehr dicht ist.

b. Das eigentliche Ovarium (Fig. 1 *ov*)

wird gebildet von den Eiröhren, deren Zahl sehr stark variiert. Die daraufhin untersuchten Eierstöcke wiesen als Minimum 38, als Maximum 49 auf. Dabei ist die Zahl der Eiröhren in den beiden Ovarien ein und desselben Käfers noch sehr verschieden; so fanden sich obige beiden Extreme in den beiden Ovarien eines Käfers, die Differenz zwischen den beiderseitigen Ovarien betrug also elf Stück. Andre Käfer wiesen 40 bzw. 45, 42 bzw. 43, 41 bzw. 49 Eiröhren auf. Die Summe der Eiröhren beider Ovarien überstieg bei keinem von zehn daraufhin untersuchten Käfern die Zahl 90.

Nach der Terminologie von I. GROSS gehört *Dytiscus* zu den adephagen Käfern mit büschelförmigem Eierstocke (Ovarium fasciculatum). Die Eiröhren sind meroistisch und polytroph, d. h. sie besitzen Nährzellen und zwar verteilt in eine größere Anzahl von Nährkammern. Die Eiröhren, welche in den sehr langen Endfaden auslaufen, weisen an ihrem vorderen Ende, vor dem Übergang in den Endfaden, eine schwache Verdickung auf (Fig. 14). Es ist dies die Keimzone der Eiröhre, die sogenannte Endkammer (Fig. 15 u. 16). Der übrige Teil der Eiröhre umfaßt die Wachstumszone. Die in der Wachstumszone abwechselnd aufeinander folgenden Nähr- und Eifächer nehmen nach hinten an Umfang allmählich zu. Dabei ist die Nährkammer, zumal in den älteren Stadien, etwas kleiner als das auf sie folgende und ihr zugehörige Eifach (Fig. 15). Die Zahl der von außen zu erkennenden Eianlagen einer Eiröhre beträgt 8—10. Man erkennt von außen die Grenzen der aufeinander folgenden Nähr- und Eifächer an schwachen Einschnürungen der Eiröhre. Die Länge des letzten Eies beträgt zur Zeit der Ruhe etwa 1 $^1/_2$ mm, die legereifen Eier jedoch, die man im Frühjahre in den Eierstöcken findet, haben eine Länge von 7 mm. Die Eiröhren alter Käfer besitzen eine Länge von 6—7 mm, während diejenigen junger Käfer nur halb so lang sind. Die Zahl der in einem Nährfache enthaltenen Nährzellen beträgt 15. Bei konserviertem und gehärtetem Material war es leicht, durch Präparation unter dem Binocular die Tunica zu zerreißen und die einzelnen Nährzellen zu isolieren.

---

[1] Vgl. auch HOLSTE, Fig. VIII: Der Verbindungsstrang eines Ovariums ist hier bis zur Ansatzstelle eingezeichnet; Bezeichnung fehlt jedoch.

Auf die Wachstumszone der Eiröhre folgt nunmehr ein dritter Abschnitt; es ist der ausführende Kanal der eigentlichen Eiröhre, der sogenannte Eiröhrenstiel (Fig. 1 *est*). Man erkennt schon bei Lupenvergrößerung unter dem letzten Ei eine kurze, sphincterartige Einschnürung und darunter eine becherartige Anschwellung, in welcher sich eine stark gelb oder braun gefärbte Substanz befindet, das Corpus luteum. Der daran ansetzende Teil, der Eiröhrenstiel, ist ein gleichmäßiger, zarthäutiger Schlauch von 2 $^1/_2$ bis höchstens 3 mm Länge. Bei jungen Käfern erreicht er also die Länge der eigentlichen Eiröhren, während er noch nicht halb so lang ist als die Eiröhren eines alten Käfers. Die Eiröhrenstiele eines Ovariums, besonders die central gelegenen, sind stark gefaltet, da sie wegen des beschränkten Raumes zusammengedrückt werden.

In der Literatur finden sich über die Eiröhrenstiele wenig Angaben. STEIN und BRANDT beschreiben unter dem letzten Ei einen Sphincter oder eine Klappe, welche den Abschluß der Eiröhre gegen den Eierkelch bilden soll, von dem Eiröhrenstiele selbst sagen sie nichts. KORSCHELT gibt in seiner Arbeit »Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier« eine kurze Beschreibung der Eiröhrenstiele verschiedener Insektenordnungen und erwähnt besonders für *Pyrrhocoris apterus*, daß der Eiröhrenstiel bei jungen Individuen lang ist und sich nachträglich verkürzt. Bei *Dytiscus* ist dies kaum der Fall. Zwar erscheinen die Eiröhrenstiele der jungen Käfer bedeutend länger, doch ist das darauf zurückzuführen, daß die Eiröhre selbst noch von unbedeutender Länge ist. Bei alten Käfern tritt dagegen der Eiröhrenstiel der Eiröhre gegenüber sehr zurück.

Die Eiröhren sitzen mit ihren Stielen dem dritten Abschnitte des Ovariums, dem Eierkelche, auf (Fig. 1 *ek*). Die kuppelförmige Abrundung des Eierkelches nach den Eiröhren hin bedingt, daß die peripher gelagerten Röhren tiefer sitzen und infolgedessen mit ihren Endkammern nicht soweit nach vorn reichen wie die centralen. Der Eierkelch ist, wie schon der Name andeutet, ein weites, kelchförmiges Organ. Seine Wand ist in der Ruheperiode stark gefaltet, und er besitzt daher nur geringe Ausdehnung, wie Fig. 1 zeigt. Zur Zeit der Eiablage ist der Kelch oft von reifen Eiern angefüllt, so daß man alsdann von seinem bedeutenden Umfange einen richtigen Begriff bekommt.

2. Der Leitungsapparat.

Während der Eierkelch als Sammelbehälter für die reifen Eier noch als Teil des Ovariums angesehen werden kann, gehören die nun zu beschreibenden Abschnitte den Ausführungsorganen an.

a. Der Eileiter (Fig. 1 *el*).

Der Eierkelch geht ganz allmählich in den Eileiter über. Eine feste Grenze zwischen beiden läßt sich, äußerlich betrachtet, nicht ziehen, da der Übergang sehr gleichmäßig erfolgt, doch kann man sehr wohl den hinteren Teil als Eileiter erkennen, denn er stellt einen sehr kurzen Schlauch dar, der sich bis zu der Vereinigung mit dem Eileiter des andern Ovariums allmählich verjüngt.

b. Der Eiergang (Fig. 26 *eg*).

Die beiden Eileiter bilden nach ihrer Vereinigung den Eiergang, einen unpaaren Schlauch, der die Aufgabe hat, die Geschlechtsprodukte beider Eierstöcke in die Scheide zu leiten. Er ist etwas länger als die Eileiter und mündet von unten her in die Scheide ein.

c. Die Scheide (Fig. 1 *va*).

An der Scheide oder Vagina sind zwei Abschnitte zu unterscheiden. Der hintere Teil ist eingeschlossen von den beiden Platten des Legesäbels (Fig. 3 *ls*). Auf der Ventralseite desselben liegt, von den beiden Styli (Fig. 3 *st*) bedeckt, die Geschlechtsöffnung des Käfers (Fig. 3 *v*). Der vordere Teil ist ein stark muskulöses Rohr, welches in der Ruhelage nach rechts und unten umgebogen ist.

3. Der Befruchtungsapparat.

Die Bezeichnung »Befruchtungsapparat« ist vielleicht unglücklich gewählt, da sie mit unserer heutigen Auffassung von der Befruchtung = Kernverschmelzung nicht im Einklang steht, doch wurde in Ermangelung eines andern Ausdruckes diese Bezeichnung beibehalten. Auch dürfte aus der Disposition hervorgehen, daß es sich hier nur um einen bestimmten Abschnitt des Geschlechtsapparates handeln kann.

Der Befruchtungsapparat wird gebildet von einer Verlängerung der Scheide über die Einmündung des Eierganges hinaus. Stein bezeichnet den ersten Teil derselben, der weniger umfangreich ist, als »Hals der Begattungstasche«, während er den darauf folgenden, eiförmig erweiterten Abschnitt als eigentliche Begattungstasche (Bursa copulatrix) (Fig. 1 u. 26 *bt*) ansieht. Nach dieser Nomenklatur wären diese Abschnitte dem Begattungsapparate zuzurechnen. Stein begründet diese Bezeichnung, indem er sagt: »Der Körper (die Begattungstasche) ist nach der Begattung mit dem gelblich weißen, käseartigen Umhüllungsstoffe angefüllt, er muß daher als Begattungstasche angesehen werden.« Ich möchte dem hinzufügen, daß bei der Begattung ein Eindringen des Penis bis in diese Tasche nicht stattfindet. Der aus der Anhangsdrüse des Männchens stammende, käseartige Stoff, das Begattungszeichen, gelangt überhaupt nicht in dieselbe hinein. Sie kommt also für die Copulation direkt garnicht in Betracht und muß hingegen als Abschnitt der Befruchtungsorgane angesehen werden, zumal sie, wie später gezeigt wird, in engem Zusammenhange mit dem Befruchtungsgange steht.

a. Die Begattungstasche.

Der Hals der Begattungstasche und die Begattungstasche selbst bilden zusammen einen schwach gekrümmten, dorsalwärts aufsteigenden Schlauch, auf dessen convexer Seite ein Wulst verläuft, den wir später als das Drüsenpolster des Befruchtungsganges kennen lernen werden (Fig. 26 *drp*).

b. Der Samenbehälter.

An die Begattungstasche setzt sich nunmehr die Samentasche oder das Receptaculum seminis an (Fig. 1 *recs*). Es bildet eine hakenartig nach rückwärts und unten gekrümmte Spitze und ist schlanker und etwas länger als die Begattungstasche. Gegen letztere ist das Receptaculum durch eine Einschnürung deutlich abgegrenzt (Fig. 26).

c. Der Befruchtungsgang

stellt nicht wie die vorigen ein isoliertes Organ dar. Er ist eng verbunden mit der Begattungstasche und an Totalpräparaten in Glyzerin als schwach gekrümmter Bogen, wie ihn Fig. 26 stark schematisiert wiedergibt, im Innern der Begattungstasche und ihres Halses deutlich zu erkennen. Er beginnt am Receptaculum und verläuft über die Begattungstasche und ihren Hals bis zur Mündung des Eierganges in die Scheide.

4. Der Legeapparat.

Die nachfolgende Beschreibung des Legeapparates und seiner Muskulatur, sowie die an andrer Stelle (Seite 237ff.) folgende Beschreibung des männlichen Copulationsapparates bilden die notwendige Ergänzung zu den bereits früher erschienenen Abhandlungen von Euscher »Das Chitinskelet von *Dytiscus marginalis*« und Bauer »Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*«, da in diesen Arbeiten der Geschlechtsapparat keine Berücksichtigung gefunden hatte.

Die Angaben, welche sich in der Literatur über den Lege- bzw. Copulationsapparat von *Dytiscus marginalis* und verwandte Formen finden, sind größtenteils sehr wenig eingehend und die darauf bezüglichen Abbildungen meist recht unvollkommen. Von den älteren Autoren ist zunächst Burmeister zu nennen, der auch einige Muskeln des Geschlechtsapparates abbildet. Spätere Untersuchungen wurden von Stein und Kolbe angestellt. Auch in der neueren Zeit haben sich verschiedene Forscher mit Untersuchungen über das Skelet des Apparates befaßt, so z. B. Verhoeff, welcher die morphologische Bedeutung der einzelnen Teile zu klären sucht. Recht gute Abbildungen gibt Regimbart, besonders von dem Legeapparat. Die umfassende Arbeit von Peytoureau «Contribution à l'étude de la Morphologie de l'Armure génitale des Insects» beschäftigt sich ebenfalls mit dem Chitinskelet des männlichen und weiblichen Apparates, doch ist *Dytiscus* nur kurz behandelt und die Muskulatur nicht berücksichtigt. Was die Beschreibung der Chitinteile betrifft, so ist diese sehr wenig eingehend, der Verlauf der dieselben verbindenden Membranen im Allgemeinen richtig angegeben. Kleinere Abweichungen, welche sich in der Beschreibung finden, werden an passender Stelle Berücksichtigung finden. Die Darstellung ist fast durchweg richtig, doch infolge der unzureichenden Abbildungen nur bei genauer Kenntnis des Objektes verständlich.

Bezüglich der Nomenklatur ist zu erwähnen, daß für das Chitinskelet größtenteils die Bezeichnungen älterer Autoren (Verhoeff, Berlese) beibehalten wurden. Durchweg neu ist dagegen die Benennung der Muskeln, da in der Literatur hierfür keine Muster vorhanden waren. Ein Vergleich mit *Melolontha* auf Grund der Biographie von Strauss-Dürckheim erschien wegen der großen Verschiedenheit im Bau des Legeapparates für die Nomenklatur wenig lohnend. In Anlehnung an Kolbe wurde der weibliche Apparat als »Legeapparat« dem »Copulationsapparat« des Männchens gegenübergestellt, da ersterer hauptsächlich für die Eiablage in Betracht kommt, während letzterer speziell als Begattungsapparat zu dienen hat.

a. Die Skeletteile des Legeapparates.

Die den Legeapparat aufbauenden Skeletteile sind aufzufassen als modifizierte Segmente, die zwischen die letzten Abdominalsegmente eingezogen sind. Die der Gelenkhaut der Körpersegmente entsprechenden Membranen sind aber oft sehr umfangreich, während die Chitinplatten meistens sehr stark reduziert erscheinen. Demgemäß stellt das Chitinskelet des Legeapparates im ausgestülpten Zustande, d. h. in der Stellung, in welcher die Eiablage erfolgt, ein vollkommenes Rohr dar, welches mit seinem Ende den hinteren Abschluß des Abdomens bildet und allmählich sich verjüngend in die Legescheide ausläuft (*ls*, Fig. 2). Das Rohr wird in seiner Gesamtheit von einer chitinösen Membran gebildet, in welche verschiedene Chitinspangen und -platten seitlich eingefügt sind. Es soll in den weiteren Ausführungen als Scheidenrohr bezeichnet werden, da es die Vagina einschließt[1].

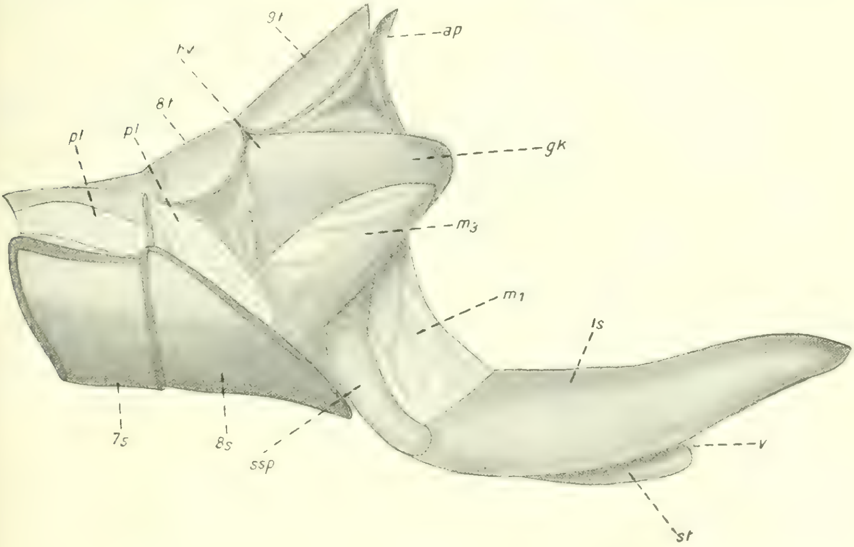


Fig. 2.

Hinterer Abschnitt des Abdomens mit ausgestülptem Legesäbel (*ls*), mit den Styli (*st*) und der Vulva (*v*); *pl*, Pleurite; *ap*, die Analplatten; *ssp*, Seitenspangen; *gk*, die Genitalklappen; m_1 und m_3, Membranen des Scheidenrohres. Weitere Abkürzungen siehe S. 297. Vergr. 8/1.

---

[1] Hinsichtlich der Lagebezeichnungen dorsal, ventral, vorn, hinten usw. ist zu bemerken, daß stets die Lage des vorgestreckten Legeapparates gemeint

Der hinterste Abschnitt des Scheidenrohres (Fig. 3) wird von der Legescheide oder dem Legesäbel (*ls*) gebildet. Er besteht aus zwei langen, säbelförmigen, vollkommen gleichartigen Chitinplatten, die mit ihren schwach concaven Innenseiten einander zugewendet sind. Am Vorderende sind sie ventralwärts zu einem kurzen Gelenkfortsatz (*gf*) ausgezogen, während ihre Hinterenden miteinander verschmolzen sind und eine ziemlich scharfe Schneide bilden. Sie ermöglicht es dem Käfer, die Stengel der Wasserpflanzen bei der Eiablage anzuschneiden. In ihrem vorderen Teil ist die Legescheide noch durch die Membran des Scheiderohres ausgekleidet und auf diese Weise eine Verbindung der beiden Platten hergestellt.

Auf der Ventralseite des Legesäbels liegt zwischen den auseinanderstehenden Platten desselben ein paar Styli (*st*), der Membran des Scheiderohres angeheftet. Sie sind ähnlich den Legesäbelscheiden halbrinnenförmig gestaltet, nur entsprechend kleiner. Zwischen den Styli und im Ruhezustande von ihnen bedeckt liegt die Geschlechtsöffnung des Käfers (Fig. 2 u. 3 *v*).

An dem Gelenkfortsatze des Legesäbels (Fig. 2 *gf*) setzen sich nun zwei Chitinspangen an, die als Seitenspangen (*ssp*) bezeichnet werden sollen. Diese Spangen sind im doppelten Sinne gekrümmt: zunächst mit ihrem Hinterende zu dem Legesäbel hin (Fig. 3). Von der ventralen Seite betrachtet erscheinen sie ebenfalls noch als schwach gekrümmte Bogen (Fig. 4*a ssp*), mit der Concavseite einander zugekehrt. Im Querschnitte zeigen sie Rinnenform (Fig. 4*b*). Ihre dorsale Wand (Ruhelage, Fig. 5) ist nahe der Mitte zu einem kleinen Vorsprung (*vs*) verbreitert. Über die Außenseite der Rinne verläuft in ihrem mittleren Abschnitt eine schräge Längsnaht (Fig. 3 *n*), welche die Zusammensetzung der Rinne aus zwei, allerdings fest miteinander verwachsenen Stücken andeutet. An dem freien Ende sind die Seitenspangen zu je einer Platte ausgezogen, welche an ihren medianen Kanten in eine Spitze auslaufen (Fig. 5 *ap*). Es sind dies die Analplatten, sie bedecken die Mündung des Enddarmes (Fig. 5 *rect*). Im Ruhezustande ist der Legesäbel zwischen die Seitenspangen eingeschlagen und, von unten betrachtet, einem geschlossenen Taschenmesser vergleichbar (Fig. 4*a*).

Im Bereiche der soeben beschriebenen Seitenspangen wird das Scheidenrohr durch die Membran vervollständigt, an der man hier

---

ist. Werden diese Bezeichnungen auf die Ruhelage angewandt, so wird dies ausdrücklich vermerkt werden, da die Orientierung in diesem Falle oft gerade entgegengesetzt ist.

jedoch einen dorsalen und einen lateral-ventralen Abschnitt unterscheiden kann. Ersterer setzt an den beiden vorderen Kanten des Legesäbels an (Fig. 3 m_1) und spannt sich aus zwischen den Spangen, am ventralen Rinnenrande derselben (Fig. 4*a*) inserierend. Diese Membran gibt also dem ausgestülpten Scheidenrohr den dorsalen Abschluß. Sie heftet sich auch an die Analplatten an, doch nur an ihre äußeren Kanten. Auf diese Weise bleibt zwischen der Membran und den Platten eine Öffnung, durch welche der Enddarm nach außen zieht (Fig. 4*a clo*).

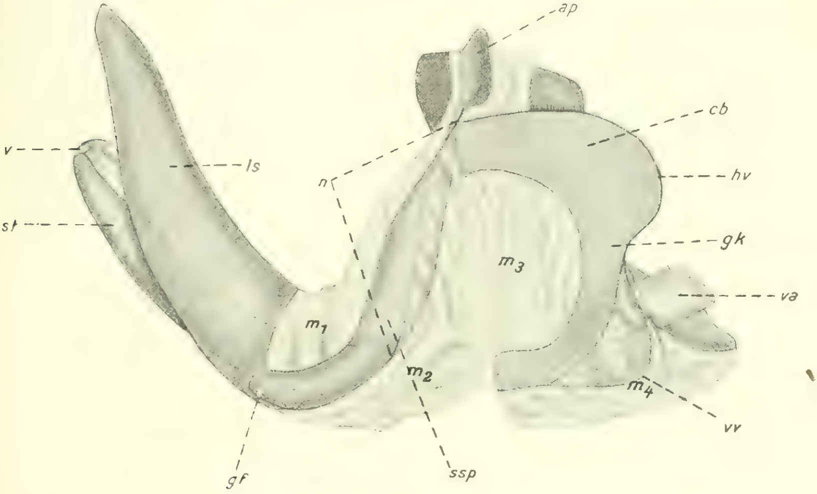


Fig. 3.

Das Scheidenrohr isoliert, im ausgezogenen Zustande: *ap, ssp, ls, st, v* wie in Fig. 2 (vgl. auch Seite 297). *cb*, Chitinbogen; *hv*, und *vv*, hinterer und vorderer Vorsprung der Genitalklappen; *n*, Naht der Seitenspange; *gf*, Gelenkfortsatz des Legesäbels, m_1 bis m_4, Membranen des Scheidenrohres. Vergr. 8/1.

Ventral und seitlich wird der Abschluß des Scheidenrohres durch den zweiten Abschnitt der Membran (Fig. 3 m_2) gebildet. Sie beginnt an dem Gelenkfortsatz des Legesäbels, inseriert an den ventralen Kanten der Seitenspangen (*ssp*) bis zur oben erwähnten Längsnaht, der sie nun folgt bis zum hinteren Ende der Analplatten (*ap*). Diese Membran besitzt auf ihrer Innenseite eine Lage Drüsenzellen, wodurch sie ein dickes, schwammiges Aussehen bekommt.

Der vorderste Teil des Scheidenrohres wird im wesentlichen von zwei ziemlich großen Chitinplatten gebildet, deren Form ohne weiteres erkennen läßt, daß es sich um ein modifiziertes Segment handelt. Da diese Platten nun zu dem Genitalapparat gehören, so werde ich sie als Genitalklappen (*gk*) bezeichnen.

Da bei vorgestreckter Legescheide die Genitalklappen eine schräge, fast dorso-ventrale Lage einnehmen, so ist es für die Beschreibung zweckmäßig, die Bezeichnungen auf die Ruhelage zu beziehen.

Die Genitalklappen liegen symmetrisch auf der Ventralseite des übrigen Legeapparates (Fig. 5 *gk*). An jeder dieser Klappen sind zwei Abschnitte zu unterscheiden: ein breiter Chitinbogen und die zwischen ihm sich ausspannende Membran (Fig. 3 *cb* u. m_3). Die beiden Bogen liegen in Ruhe mit der Concavseite einander zugekehrt (Fig. 7). Der Chitinbogen ist am Außenrande zu zwei Vorsprüngen verbreitert, einem kleinen vorderen und einem großen hinteren (Fig. 7, 3 und 5 *vv* und *hv*). Der Hinterrand des Bogens ist nach der Dorsalseite etwas umgeschlagen und an seiner Kante mit kurzen Borsten besetzt (Fig. 5 u. 6 *ur*).

In das Scheidenrohr (Fig. 3) sind die beiden Genitalklappen dergestalt eingefügt, daß an ihren medianen Kanten die Membran (m_2) inseriert, welche anderseits an der Naht der Seitenspangen ansetzt. Beim Ausstülpen des Legesäbels werden die Genitalklappen gespreizt, und zwischen ihnen der Legesäbel mit den Seitenspangen vorgeschoben. So kommen die Klappen in dieselbe seitliche Lage, die auch die übrigen Skeletteile des Scheidenrohres einnehmen (Fig. 3).

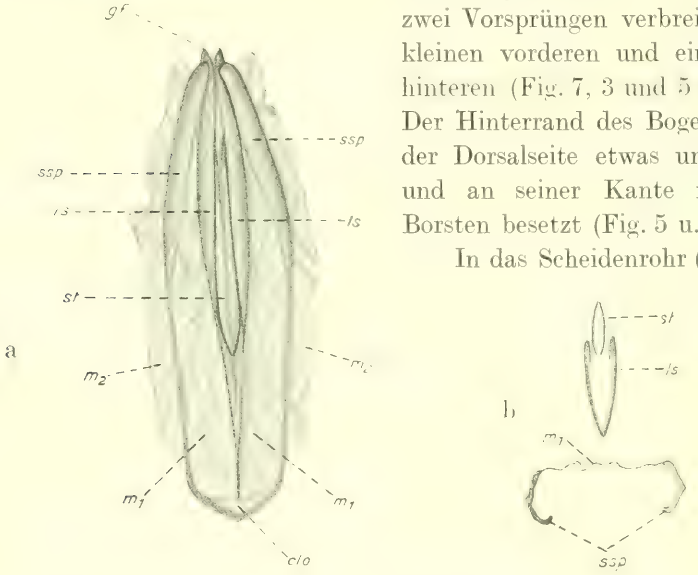


Fig. 4.

a) Legesäbel (*ls*) mit den Seitenspangen (*ssp*) isoliert von der Ventralseite gesehen: *clo*. Öffnung der Cloake. Sonst wie Fig. 2. b) Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Legesäbels (*ls*) und der Seitenspangen (*ssp*). Vergr. 8/1.

Die bisher beschriebenen Abschnitte: Legesäbel, Seitenspangen und Genitalklappen, verbunden durch die gemeinsame Membran, bilden das eigentliche Scheidenrohr. Es ist nun noch ihre Verbindung mit dem

Körper des Käfers zu erläutern. Diese Verbindung wird hergestellt durch zwei besondere Membranen. Auf der Ventralseite setzt an den Genitalklappen eine Membran an, welche an der Vorderkante der Klappen von der einen zur andern überspringt (Fig. 3 u. 7 m_1) und dieselben auf diese Weise miteinander verbindet. Ihre Insertionslinie verläuft von dort nach dem hinteren Vorsprung (*hv*), so daß der vordere Vorsprung (*vv*) isoliert erscheint (Fig. 7). Sie zieht zum umgeschlagenen Hinterrande des letzten äußerlich sichtbaren Sternites und bildet als einheitliche Membran den Abschluß des Abdomens auf der Ventralseite des Legeapparates.

Auf der dorsalen Seite wird der Abschluß erzielt durch eine Membran, die an dem umgeschlagenen Hinterrande der Genitalklappen (*ur*) inseriert (Fig. 5 m_{5_a}), nach vorn und oben zu den Analplatten (*ap*) zieht und dorsal an ihrem Vorderrande sich anheftet. Dann schlägt sich die Membran wieder nach hinten um (m_{5_b}) und inseriert am Hinterrande des letzten äußerlich sichtbaren Tergits. Da die Genitalklappen zwei getrennte Platten darstellen, so bleibt eine spaltförmige Öffnung für das Vorstrecken des Legesäbels frei (Fig. 7 *sp*).

Was nun die morphologische Deutung der Chitinteile des Legeapparates betrifft, so konnte diese Frage hier nicht klargestellt werden, da dies nur auf Grund entwicklungsgeschichtlicher und vergleichend-anatomischer Studien möglich ist. Aus diesem Grunde erübrigt es sich auch, hier auf die vergleichend-morphologischen Arbeiten über das Abdomen der Insekten (z. B. Heymons 1905, Wandolleck 1905 usw.) einzugehen. Nach Berlese, dessen Deutung ich für die wahrscheinlichste halte, ist die letzte äußerlich sichtbare Rückenplatte das neunte Tergit, die letzte Ventralplatte das achte Sternit. Die Genitalklappen bilden das neunte Sternit. Die Seitenspangen stellen das stark modifizierte zehnte Tergit dar und der Legesäbel mit den beiden Styli das zehnte Sternit.

Bevor ich nun mit der Beschreibung der Muskulatur des Legeapparates beginne, soll noch kurz an der Hand zweier Schemata, Fig. 10*a* u. *b* (siehe Seite 193), die Lage der Chitinteile und Membranen im eingezogenen Zustande erläutert werden. Die Fig. 10*a* stellt einen schematischen Medianschnitt durch den hinteren Abschnitt des Abdomens dar. Die letzte äußerlich sichtbare Rückenplatte ist das neunte Tergit (9*t*). Von seinem Hinterrande zieht die Membran m_{5_b} zu den Analplatten *ap*, an welche sich nach vorn die Seitenspangen *ssp* ansetzen. Die Vorderenden der letzteren bilden das Gelenk, durch welches die Seitenspangen mit dem Legesäbel *ls* verbunden sind. Der Legesäbel liegt also im Centrum des hinteren Abdomens und auf der Ventralseite treten aus ihm die Styli hervor (*st*, vgl. auch Fig. 10*b*, welche einen Querschnitt durch den Legeapparat darstellt). Weiter ventralwärts liegen nun die Genitalklappen (*gk*). Sie sind mit den Analplatten durch den zweiten Abschnitt der Membran m_5, nämlich m_{5a}, verbunden, und ebenso zieht vom Vorderende der Seitenspangen die Membran m_2 zum Hinterrande der Genitalklappen; ihr Verlauf ist aber besser in Fig. 10*b* zu erkennen. Ebenso zeigt letztere Figur auch die zwischen den Seitenspangen sich ausspannende Membran m_1. Mit dem umgeschlagenen Hinterrande des letzten Sternites (8*s*) sind endlich die Genitalklappen durch die Membran m_4 (Fig. 10*a*) verbunden.

Der Raum, in welchem der Legesäbel in der Ruhelage liegt, und welcher seitlich und vorn von der Membran m_2 (Fig. 10*a* u. *b*) und dorsal von der Membran m_1 (Fig. 10*b*) begrenzt wird, ist nach den Untersuchungen von Blunck für die Copulation von großer Bedeutung und von demselben als Spermatophorentasche bezeichnet worden (Fig. 10*b spt*).

b. Die Muskulatur.

Die Zahl der den Legeapparat betätigenden Muskeln ist ziemlich bedeutend. Hinsichtlich ihres Ursprunges und ihrer Insertion zerfallen sie in drei Gruppen.

1. Gruppe: Die hierher gehörigen Muskeln entspringen und inserieren an den Skeletteilen des Scheidenrohres. Bei ihrer Beschreibung wird am besten von dem letzten Abschnitte des Scheidenrohres ausgegangen. Es sind hier zuerst die beiden Muskelpaare zu erwähnen, die durch ihre Betätigung die Bewegungen des Legesäbels bedingen, nämlich der Strecker und der Beuger des Legesäbels.

Der Strecker des Legesäbels (M. extensor ovipositoris, *eo*, Fig. 5, 6 u. 9) entspringt in der Rinne der Seitenspange. Seine Fasern setzen sich auf der ganzen Strecke des mittleren Drittels der Spange an (Fig. 9), wodurch der Muskel einen sehr breiten Ursprung gewinnt. Sich stark verjüngend zieht der Strecker zum Gelenkfortsatze des Legesäbels (Fig. 9 *gf*).

Der Beuger des Legesäbels (M. flexor ovipositoris, Fig. 5, 6 u. 9 *fo*) entspringt auf der Innenseite des Vorsprunges der Seitenspangen (Fig. 5 *vs*). Seine konvergierenden Fasern gehen allmählich in die Membran über, die zwischen Seitenspangen und Legesäbel den dorsalen Abschluß des Scheidenrohres bildet (m_1) und inserieren an der vorderen dorsalen Ecke (Fig. 9 *ve*) des Legesäbels.

Die Bewegungen der Seitenspangen und Genitalklappen zueinander werden hervorgerufen durch drei weitere Muskelpaare. Es sind die Protractoren und die langen und kurzen Retractoren des Scheidenrohres.

Der Protractor des Scheidenrohres (M. protractor tubi vaginalis, Fig. 5, 6, 9 u. 10*a ptv*) entspringt auf der Dorsalseite des

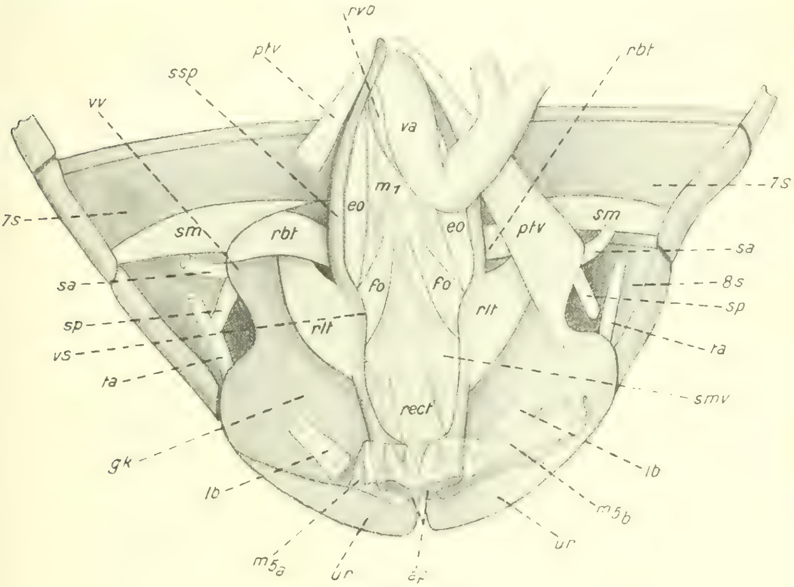


Fig. 5.

Der Legeapparat mit seiner Muskulatur, Ruhelage von der Dorsalseite gesehen. Links Muskel *ptv* teilweise wegpräpariert; *ur*, umgeschlagener Rand der Genitalklappen (*gk*), *ap*, Analplatten; *ssp*, Seitenspangen; *vs*, deren Vorsprung; *rect*, Rectum; *va*, Vagina; *rvb*, kurzer Scheidenretractor. Erklärung der Muskelabkürzungen siehe S. 298. Vergr. 8/1.

vorderen Vorsprunges der Genitalklappen (Fig. 5), und seine schwach konvergierenden Fasern ziehen zu der Gelenkverbindung von Legesäbel und Seitenspangen. Kurz vor dem Gelenke zieht er über die Spange hinweg (Fig. 5), wo er dicht neben dem Insertionspunkt des Streckers des Legesäbels sich anheftet (Fig. 9). Als charakteristisch für den Protractor ist zu erwähnen, daß er der Länge nach zusammen gefaltet ist. Da sich infolgedessen die Fasern des Muskels unter einem allerdings sehr spitzen Winkel kreuzen, so ist man leicht geneigt, denselben für zwei getrennte Muskeln anzusehen. Faltet man ihn jedoch auseinander, so wird man sich leicht von seiner Einheitlichkeit überzeugen können.

Der lange Retractor des Scheidenrohres (M. retractor longus tubi vaginalis, Fig. 5, 6, 9 u. 10*a rlt*) entspringt auf der Dorsalseite der Genitalklappen, nahe ihrem Vorderrande (Fig. 5). Seine divergierenden Fasern ziehen nach hinten und inserieren auf der ganzen Außenfläche des Vorsprunges der Seitenspangen (Fig. 5).

Der kurze Retractor des Scheidenrohres (M. retractor brevis tubi vaginalis, Fig. 5, 9 u. 10*b rbt*) entspringt beiderseits auf der Dorsalseite des vorderen Vorsprunges der Genitalklappen (Fig. 5 u. 9 *rv*). Seine Fasern laufen ziemlich parallel und breiten sich aus auf der Membran (m_2), die von den Seitenspangen zu den Genitalklappen zieht (Fig. 9 u. 10*b*).

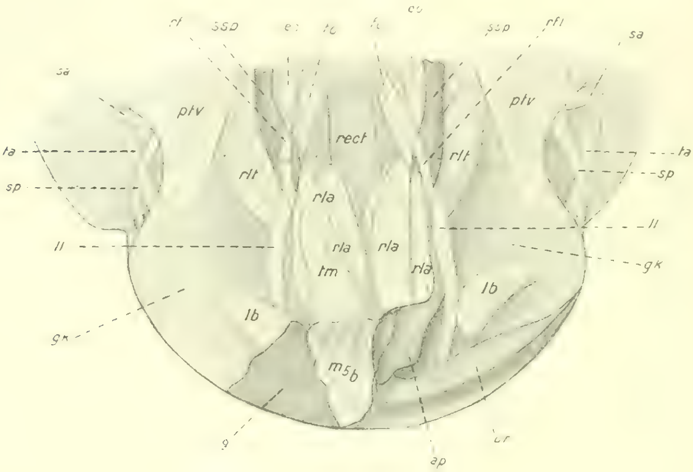


Fig. 6.

Hinterer Abschnitt des Legeapparates mit den am neunten Tergit ansetzenden Muskeln. Ruhelage, von der dorsalen Seite. *9t*, neuntes Tergit. Muskelabkürzungen siehe S. 298. Vergr. 10/1.

Das letzte Muskelpaar, welches zu der ersten Gruppe gehört, ist der Suspensor der Membran des Scheidenrohres, die sich zwischen den Seitenspangen ausspannt (Fig. 5 m_1). Dieser M. suspensor membranae tubi vaginalis, (Fig. 5 u. 9 *smv*) ist ein kurzer, unscheinbarer Muskel, der von der Kante des Vorsprunges der Seitenspangen (Fig. 5 *vs*) zu dieser Membran zieht.

2. Gruppe: Die Muskeln, welche die Verbindung der Skeletstücke des Scheidenrohres mit dem achten Sternit herstellen.

Die verschiedenen Stellungen, die die Genitalklappen in Ruhe und bei vorgestreckter Legescheide dem achten Sternit gegenüber einnehmen, werden in der Hauptsache durch die Funktion zweier Muskelpaare bewirkt; es sind die Protractoren und die Retractoren der Genitalklappen.

Der Protractor der Genitalklappen (M. protractor laminarum genitalium, Fig. 7, 8 u. 10*a pl*) entspringt auf der Innenfläche des achten Sternits, nahe am Hinterrande desselben (Fig. 8), zieht schräg nach außen und vorn und inseriert an der äußersten Ecke des vorderen Vorsprunges der Genitalklappen (Fig. 7 *ipl*). Seine Fasern verlaufen schwach konvergent.

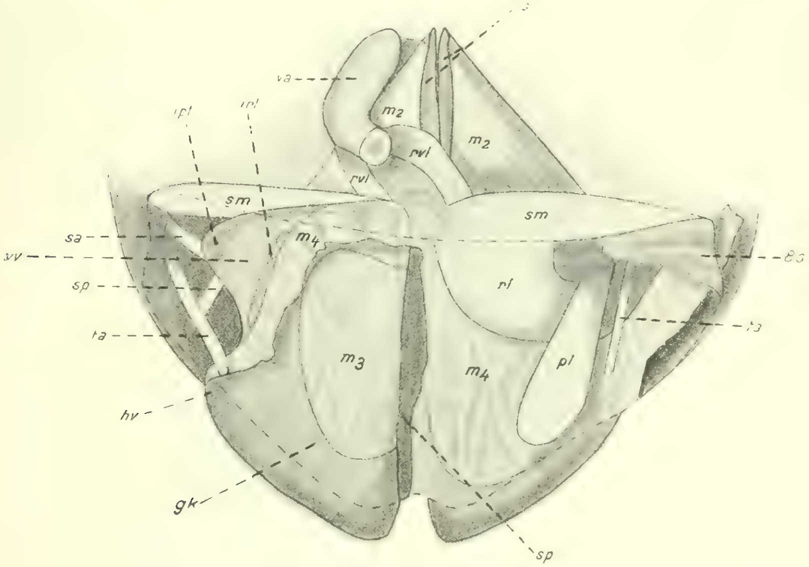


Fig. 7.

Legeapparat in der Ruhelage von der Ventralseite gesehen, links die Genitalklappe freigelegt (*gk*). *hv*, hinterer Vorsprung der Genitalklappe; *ipl* u. *irl*, Insertion der Muskeln *pl* u. *rl*; *rvl*, langer Scheidenretractor. Sonstige Abkürzungen siehe S. 297. Muskelabkürzungen S. 298. Vergr. 8/1.

Der Retractor der Genitalklappen (M. retractor laminarum genitalium, Fig. 7, 8 u. 10*a rl*) nimmt seinen sehr ausgedehnten Ursprung an der Gelenkfalte zwischen dem siebenten und achten Sternite. In Ruhe ist der Muskel stark gekrümmt (Fig. 7), da seine Fasern sich sofort nach außen wenden. Er inseriert an der Konturlinie, welche gegeben ist durch die Anheftung der Verbindungshaut (m_4) der Genitalklappen mit dem achten Sternite (Fig. 7 *irl*). Es ist ein kurzer, kräftig entwickelter Muskel.

Als Suspensoren der Genitalklappen kommt hauptsächlich ein

Paar kräftiger Muskeln in Betracht (M. suspensor magnus laminarum genitalium, Fig. 5, 7 u. 9 *sm*). Dieser große Suspensor entspringt an den äußeren Ecken der Gelenkfalte des achten Sternites mit dem siebenten und zieht, in der Ruhelage senkrecht zur Längsachse des Körpers, zu den Genitalklappen (Fig. 5 u. 7). Er inseriert an dem Vorderrande derselben, besonders aber an ihren inneren Ecken (Fig. 7).

3. Gruppe: Die Muskeln, welche die Skeletteile des Scheidenrohres mit dem achten und neunten Tergit verbinden.

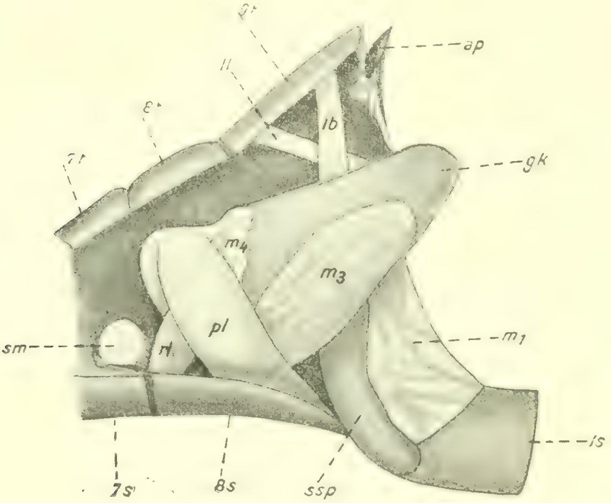


Fig. 8.

Abdomen auf der linken Seite geöffnet, Legesäbel vorgestreckt. Obere Lage der Muskulatur. Ein Teil der Genitalklappe (*gk*) entfernt. Bezeichnungen wie vorher. Vergr. 8/1.

Als Suspensoren der Genitalklappen dienen zwei Paar sehr schwacher Muskeln. Der vordere Suspensor (M. suspensor anterior laminarum genitalium, Fig. 5—7 *sa*) entspringt am Stigma des achten Tergits und der hintere Suspensor (M. suspensor posterior laminarum genitalium, Fig. 5—7 *sp*) an dem Stigma des neunten Tergits. Beide ziehen zum hinteren Vorsprung der Genitalklappen. Diese beiden Muskelpaare sind anzusehen als die Transversalmuskeln des neunten Abdominalsegments, also den »musculi transversales abdominis« (BAUER) zuzurechnen. Daß dieselben in diesem Segmente im Gegensatz zu dem vorhergehenden wieder paarig auftreten, hängt wohl mit der starken Umbildung des neunten Sternits zusammen.

Es ist nun noch eine größere Anzahl von Muskeln zu erwähnen, die sämtlich am neunten Tergite ihren Ursprung haben. Zu nennen sind hier zunächst zwei Paar Heber der Genitalklappen.

Der lange Heber der Genitalklappen (M. levator longus laminarum genitalium, Fig. 6, 8 u. 10*a ll*) entspringt seitlich vom Stigma des neunten Tergits (Fig. 6) und zieht schräg nach hinten und unten, um an den Genitalklappen, nahe ihrem Hinterrande, zu inserieren (Fig. 6). Er ist ein langer schmaler Muskel mit parallel verlaufenden Fasern.

Bedeutend kürzer und kräftiger ist der kurze Heber der Genitalklappen (M. levator brevis laminarum genitalium, Fig. 5, 6, 8 u. 10 *lb*). Er entspringt kurz vor dem Hinterrande des neunten Tergits (Fig. 6), nahe der Mittellinie desselben, und zieht etwas schräg nach außen und vorn zu den Genitalklappen.

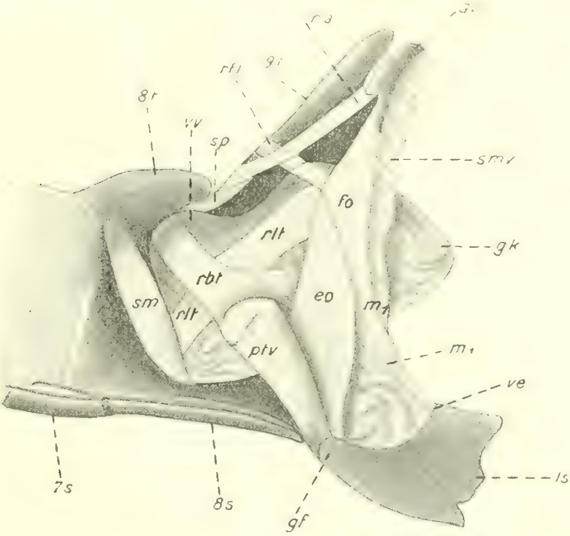


Fig. 9.

Wie Fig. 8, jedoch tiefere Lage der Muskulatur, besonders die Muskeln der Genitalklappen in ihrer Funktion erläuternd. Muskel *ptv* in der Mitte abgeschnitten dargestellt. Erklärung der Bezeichnungen siehe hinten. Vergr. 8/1.

Dicht neben der Ursprungsstelle des langen Hebers der Genitalklappen entspringt der Retractor der Seitenspangen (M. retractor fibularum lateralium, Fig. 6 u. 9 *rfl*), ein schwacher, flacher Muskel, der nach vorn zieht und dorsal an der Kante des Vorsprunges der Seitenspangen inseriert.

Die Retractoren der Analplatten (M. retractores laminarum analium, Fig. 6 u. 9 *rla*) stellen drei Paare kurzer, aber kräftiger Muskel dar. Sie entspringen nahe der Mitte des Vorderrandes des neunten Tergits (Fig. 6) und inserieren an der Vorderkante der Analplatten.

Eben dort entspringt ein sehr flacher Muskel, der nach hinten zieht und an der eingeschlagenen Verbindungshaut (Fig. 6 m_{5_b}) zwischen dem neunten Tergit und den Analplatten inseriert. Er ist als Spanner der Cloakenhaut (M. tensor membranae cloacae, Fig. 6 *tm*) zu bezeichnen.

Die vorbeschriebenen sechs Muskelpaare sind mit Ausnahme des Retractors der Seitenspangen einander sehr ähnlich, da sie alle am neunten Tergit entspringen und fast parallel verlaufen.

Zum Schlusse ist noch ein schmaler, langer Muskel zu erwähnen, der seitlich vom Ursprung des Protractors der Genitalklappen (Fig. 7) entspringt und schräg nach vorn zum achten Tergit zieht, hier am Stigma inserierend. Er ist ein Transversalmuskel des achten Abdominalsegments (M. transversalis abdominis, Fig. 5—7 *ta*), wie sie von Bauer für die übrigen Segmente beschrieben werden.

Um die Bedeutung der einzelnen Muskeln zu verstehen, vergegenwärtige man sich, wie das Vorstrecken und Einziehen des Legesäbels vor sich geht. (Man beachte bei der folgenden Darstellung auch besonders die beiden Schemata Fig. 10*a* u. *b*.) Das Vorstülpen des Legesäbels kommt folgendermaßen zustande: Infolge einer Kontraktion des Protractors des Scheidenrohres (Fig. 5 *ptv*) werden die beiden Genitalklappen gespreizt, und durch den so geschaffenen Spalt wird der Legesäbel vorgeschoben. Die großen Suspensoren der Genitalklappen (*sm*) und die Membran, welche die Klappen an ihrem Vorderrande verbindet (Fig. 7 m_4), schaffen nämlich an der Insertion der vorgenannten Muskeln einen Drehpunkt, so daß beim Anziehen der Protractoren des Scheidenrohres die Klappen um diesen Punkt gedreht und an ihrem Hinterende auseinander gezogen oder gespreizt werden. Durch eine gleichzeitige Kontraktion der Protractoren der Genitalklappen (*pl*) werden die Klappen in die schräge Stellung gebracht, die sie bei vorgestreckter Legescheide einnehmen (Fig. 8 u. 9). Durch die Muskeln *ll*, *lb*, *sm*, *rl* u. *pl* (Fig. 8) können sie in dieser Lage vollkommen stabil erhalten werden, was für die weitere Wirkung der andern Muskeln von Bedeutung ist. Durch die Schrägstellung der Genitalklappen wird der Hinterleib des Käfers zum Klaffen gebracht (Fig. 2). Durch die Kontraktion der Muskeln *rla* und *rlt* (Fig. 9) wird nun die Ausstülpung des Legesäbels soweit vervollständigt, daß auch die Seitenspangen ventral aus dem Abdomen hervortreten.

Schließlich kontrahiert sich der Strecker *eo* (Fig. 9) und gibt dem Legesäbel die richtige Stellung zur Eiablage.

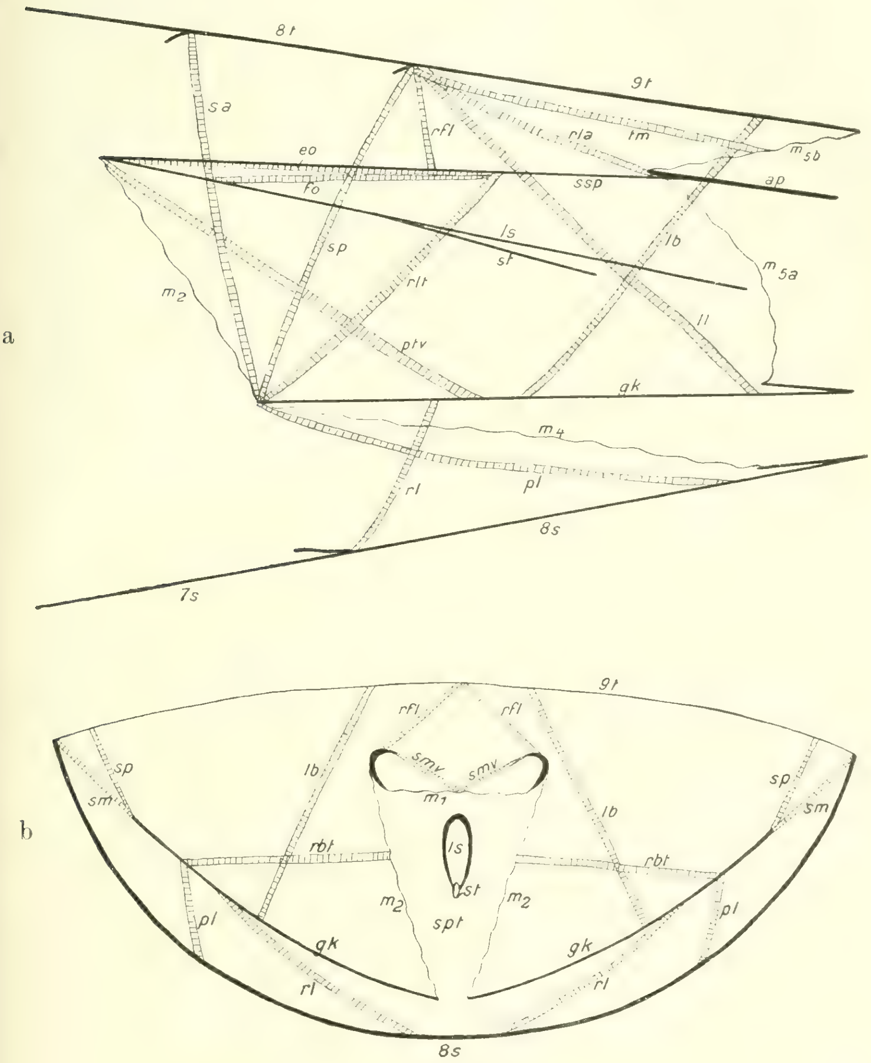

a
8t
9t
sa
rfl
rla
tm
m_{5b}
eo
fo
ssp
ap
ls
st
lb
sp
m_{5a}
rlt
m_2
ll
ptv
gk
m_4
rl
pl
8s
7s
b
9t
rfl
rfl
sp
smv
smv
lb
m_1
lb
sp
sm
sm
ls
st
rbt
rbt
m_2
m_2
spt
pl
pl
gk
gk
rl
rl
8s

Fig. 10.

a) Schema: Sagittalschnitt durch den Legeapparat, Chitinteile durch gerade Linien, Membranen durch Wellenlinien angegeben. Bezeichnungen wie vorher.

b) Schema: Querschnitt durch den Legeapparat, sonst wie Fig. 10*a*.

Die sägende Bewegung zwecks Anschneiden der Pflanzenstengel kommt folgendermaßen zustande: Durch die Schrägstellung und die

Stabilisierung der Genitalklappen ist für den Protractor des Scheidenrohres eine ganz neue Lage geschaffen worden, so daß er bei Kontraktion die Legescheide zurückziehen wird (Fig. 9). Anderseits wird infolge Kontraktion von Muskel *rla* und *rlt* (Fig. 9) durch Übertragung von den Seitenspangen auf den Legesäbel eine entgegengesetzte Bewegung erzielt. Bei abwechselndem Kontrahieren des Protractors *ptv* einerseits und der Retractoren *rla* und *rlt* andrerseits wird so die schneidende Bewegung der Säbelschneide bewirkt.

Eingezogen wird der Legesäbel folgendermaßen: Der Beuger *fo* klappt den Säbel zwischen die Seitenspangen (Fig. 9). Der Protractor *ptv*, der jetzt wegen seiner Verlagerung als Retractor funktionieren kann, zieht die Spangen und die Legescheide in das Abdomen zurück. Die Muskeln *rl* und *sa*, im geringen Maße auch *sm* und *sp*, kontrahieren sich nun und bringen die Genitalklappen in die Ruhelage, worauf die Retractoren *rlt* und *rbt* das Scheidenrohr vollends zurückziehen. Durch die Kontraktion der Suspensoren *ll* und *lb*, welche die Genitalklappen gegen das neunte Tergit anziehen, kann schließlich auch noch die Spermatophorentasche geschlossen werden.

III. Struktur des weiblichen Geschlechtsapparates.

1. Das Ovarium.

Die Peritonealhülle. In der Literatur finden sich über die Peritonealhülle verschiedene Angaben. Im allgemeinen stimmen jedoch die älteren Autoren (Leydig und Brandt) darin überein, daß sie die Peritonealhülle als accessorisches Gebilde ansprechen, welches mit dem Geschlechtsapparat direkt nicht im Zusammenhang steht. Während Stein in seiner Monographie diese Hülle als ein Geflecht von Muskelfasern ansieht, weist Leydig nach, daß dieselbe lediglich als ein Teil des Fettkörpers anzusprechen ist, und daß die Muskelfasern, in welchen Stein das Wesentliche der Peritonealhülle sieht, mit derselben direkt nichts zu tun haben. Ferner haben die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Heymons an *Phyllodromia* klar ergeben, daß hier die Peritonealhülle durch Anlagerung von Bindegewebszellen an die Genitalanlage entsteht. »Indem alle diese Zellen zu einer zusammenhängenden Haut verschmelzen, bilden sie die Peritonealhülle, die zeitlebens mit dem Fettkörper in innigem Zusammenhang bleibt.« Meine Untersuchungen an *Dytiscus marginalis* ergaben folgende Resultate:

Die eigentliche Peritonealhülle, der die Geschlechtsorgane umhüllende Mantel, besteht aus modifiziertem Fettgewebe und zeigt auf

Schnitten folgendes Bild: Zwischen zwei feinen, strukturlosen Lamellen (Fig. 11 *l*) sind große, unregelmäßig geformte Zellen eingelagert. Die Zellgrenzen sind meist deutlich zu erkennen, wir haben es also nicht mit einem Syncytium zu tun, wie Günthert angibt. Der Zellinhalt weist eine grobmaschige Plasmastruktur auf. Bei Käfern, welche mit reichlicher Nahrung versorgt waren, sind die Maschen angefüllt mit Fetttröpfchen (Fig. 11 *ft*), die mit Hämatoxylin nach Heidenhain sich tief schwarz färben. Bei schlecht ernährten Exemplaren fehlen diese Fetteinlagerungen vollständig. Meist im Centrum der Zelle liegt der große, an granuliertem Chromatin reiche Kern (*zk*). Er weist gewöhnlich ein bis drei Kernkörperchen auf. Der inneren Lamelle ansitzend findet man sehr oft kleine, unregelmäßig geformte Zellen (Fig. 11 *bz*) mit kleinen, meist chromatinarmen Kernen, die jedenfalls als Blutzellen anzusprechen sind.

Stellenweise ist das peritoneale Gewebe stark reduziert, und hier ist das Verhalten der beiden begrenzenden Lamellen interessant. Dieselben treten näher zusammen und können sich zu einem einzigen Strange vereinigen, während sie sich nach kurzem Verlaufe wieder trennen. An solchen Stellen treten zwischen den Lamellen knotenartige Verdickungen auf (Fig. 11 *k*), die wohl als Kerne anzusprechen sind und den geschwundenen Matrixzellen dieser Lamellen angehören. Die Vereinigung beider Lamellen ist von besonderer Bedeutung an den vorderen Enden der Verbindungsstränge. Hier legen sich dieselben dem Verbindungsstrange so dicht auf, so daß sie kaum noch von der Tunica desselben unterschieden werden können (Fig. 12 *ph*).

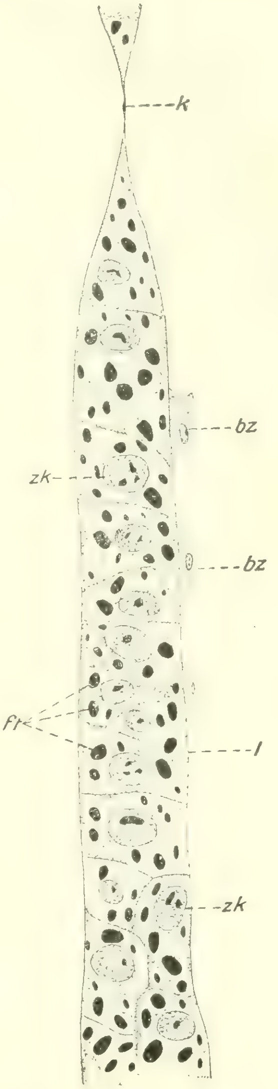


Fig. 11.
Schnitt durch die Peritonealhülle: *l*, Lamelle; *zk*, Zellkern; *ft*, Fetttröpfchen; *k*, Kern; *bz*, Blutzellen. Vergr. 492/1.

Von den Autoren, die Untersuchungen über die Peritonealhülle angestellt haben, wird auch eine »Muskulatur der Peritonealhülle« beschrieben. Wie sich aus der Literatur ergibt, handelt es sich um glatte oder unvollkommen quergestreifte Muskelfasern. Sie wurden besonders von Gross für eine größere Anzahl Insekten beschrieben und abgebildet.

Auf Querschnitten durch ganze Ovarien oder ihre Verbindungsstränge finden sich bei *Dytiscus* überall zwischen den Endfäden und Eiröhren feinste Muskelfasern (Fig. 13). Sie sind den Muskelfasern, welche Gross für *Coccinella septempunctata* und *Coccinella ocellata* abbildet, sehr ähnlich. Es handelt sich also um anastomosierende Fasern, die an ihren Knotenpunkten zellartige Erweiterungen (Fig. 13 *z*) (Interstitialzellen nach Berlese) aufweisen, in welche ziemlich große Kerne mit granuliertem Chromatin und oft deutlichem Nucleolus eingelagert sind. Die Fasern weisen einige wenige Längsfibrillen auf. Die mitunter auftretende Querstreifung glaube ich mit Gross als Schrumpfung infolge Kontraktion der Faser ansprechen zu müssen, da in diesen Fällen die Begrenzungslinien der Fasern gekerbt erscheinen (Fig. 13 *gfa*).

Wie verhält sich nun diese Muskulatur zu der Peritonealhülle? Während die neueren Autoren den Begriff »Muskulatur der Peritonealhülle« allgemein übernommen haben, vertrat schon Leydig den Standpunkt, daß diese Muskulatur mit der Peritonealhülle nichts zu tun habe. Nach meinen Befunden treten bei *Dytiscus* diese Muskelfasern stets nur in der Nähe der Eiröhren und Endfäden auf und nie am Fettmantel, der sie umgibt. Sie stehen mit der Peritonealhülle nicht in Verbindung. Meines Erachtens sind sie als Ligamente aufzufassen, wenigstens im Bereiche der Endfäden, und sie haben die Aufgabe, das Endfadenbündel zusammen zu halten. Wenn nun die Auffassung richtig ist, daß die Eier beim Heranwachsen nicht in der Tunica der Eiröhren, sondern mit ihr vorrücken, so können die Muskelfasern auch im Bereiche der Eiröhren nur als das Ovarium zusammenhaltende Ligamente angesehen werden, denn sie können in diesem Falle für das Vorrücken der Eier nicht wesentlich in Betracht kommen. Jedenfalls haben die Muskelfasern bei *Dytiscus* mit der Peritonealhülle nichts zu tun, und die Ansicht Leydigs ist somit für *Dytiscus* die einzig zutreffende. Es ist also zweckmäßiger, sie als »Muskulatur des Ovariums« zu bezeichnen, da sie in ihrer Funktion als Ligamente für dieselben in Betracht kommen.

a. Die Verbindungsstränge und Endfäden.

Die Bedeutung der Verbindungsstränge als Ligamente der Ovarien wurde schon von Stein richtig erkannt. Jedoch findet man in der

Literatur noch immer unrichtige Angaben über die Ansatzstellen derselben im Körper des Tieres. So gibt noch ganz neuerdings GÜNTHERT an, daß bei *Dytiscus* »jede Eiröhre für sich mittels eines feinen, elastischen Fadens an der Seitenwand des Herzens befestigt« sei.

Schon bei der Besprechung der »Morphologie des Geschlechtsapparates« sahen wir jedoch, daß die Verbindungsstränge sich an das Chitinskelet des Mesothorax anheften. Längsschnitte durch diesen vordersten Abschnitt der Stränge zeigen uns nun (Fig. 12), daß die Endfäden der einzelnen Eiröhren kurz vor ihrer Anheftung allmählich ineinander übergehen und dann einen soliden Strang bilden. Derselbe macht den Eindruck, als ob er aus einzelnen Fibrillen zusammengesetzt sei, zeigt jedoch auf Querschnitten keine derartige Struktur. Dieser gemeinsame Strang ist umgeben von der Tunica propria der verschmolzenen Endfäden und der zur Lamelle gewordenen Peritonealhülle (Fig. 12 *ph*). Er setzt sich an das Epithel (*ep*) der Chitinlamelle des Mesoscutums an, so daß man zunächst die Insertion eines aus zahlreichen Fasern bestehenden Muskels vor sich zu haben glaubt. Kurz vor dem Anheften verjüngt sich der Strang bedeutend. Das Epithel der Chitinlamelle ist gegen den Verbindungsstrang durch eine ziemlich schwache Kontur begrenzt. Die Kerne des gemeinsamen Stranges erscheinen etwas länglicher als die der noch nicht vereinigten Endfäden.

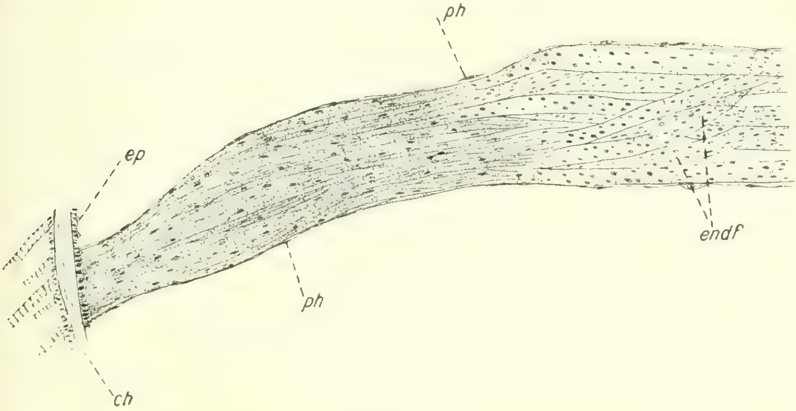


Fig. 12.

Anheftung des Verbindungsstranges an das Chitinskelet (*ch*); *ep*, Hypodermis; *ph*, Peritonealhülle des Stranges; *endf*, Endfäden. Vergr. 88/1.

Die Endfäden weisen die dreifache Länge der eigentlichen Eiröhre auf und sind in ihrem Verlaufe von durchweg gleicher Dicke. Sie sind umkleidet von der Tunica propria (Fig. 13 *tp*), die auf die Eiröhre übergeht und als Produkt der Zellen des Endfadens bzw. der Epithelzellen der Eiröhre aufzufassen ist. Sie ist strukturlos und glashell.

Der Endfaden weist in seinem Verlaufe abwechselnde Zellstruktur auf. Die Zellen, deren Grenzen meist sehr schwer zu erkennen sind, besitzen an den beiden Enden des Endfadens (Fig. 12 u. 15) polyedrische oder unregelmäßige Form, während sie in dem langen mittleren Abschnitte des Fadens, wie Giardina zuerst nachwies, geschweift spindelförmig geformt sind mit fibrillenähnlichen Verlängerungen (Fig. 13). Auch das Plasma weist fibrilläre Struktur auf, was jedenfalls für die Elastizität des Fadens von Bedeutung ist.

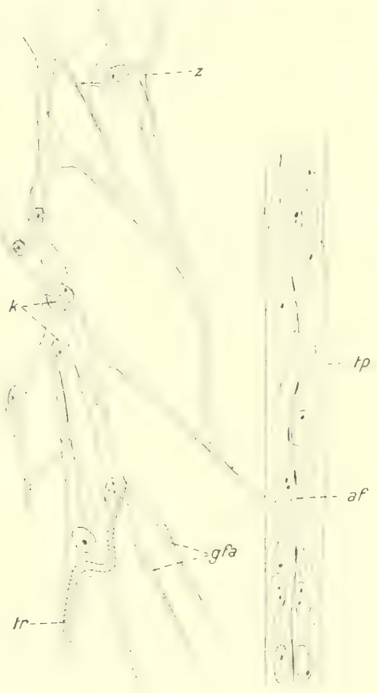


Fig. 13.

Längsschnitt durch den mittleren Abschnitt eines Endfadens und die Muskelfasern des Ovariums (»der Peritonealhülle«). *tp*, Tunica propria; *af*, Achsenfaden des Endfadens; *z*, Muskelzellen; *k*, Kerne derselben; *gfa*, geschrumpfte Fasern; *tr*, Trachee. Vergr. 460/1.

Im Bereiche dieser Zellen konnte ich einen ziemlich in der Mitte des Endfadens verlaufenden feinen, jedoch deutlich sichtbaren Faden nachweisen (Fig. 13 *af*), der sich zwischen den Zellen hindurchschlängelt. Er färbt sich mit Eisenhämatoxylin dunkel und zeigt in gewissen Abständen kleine knotenförmige Verdickungen. Man möchte ihn für eine Fortsetzung der von Giardina beschriebenen Endkammerachse ansehen, doch wies keine einzige der von mir geschnittenen Eiröhren diese Achse auf, und ich wage daher nicht zu entscheiden, welche Bedeutung dem beschriebenen Faden zukommt. Hinweisen möchte ich noch auf die Untersuchungen von P. Buchner, der an den Endfäden von *Gryllus* Stützfibrillen nachgewiesen hat. Zum Unterschiede von dem für *Dytiscus* beschriebenen Faden sollen diese Fibrillen jedoch auf der Oberfläche der Endfäden liegen.

Die Kerne des Endfadens erscheinen ziemlich hell und chromatinarm und besitzen meist ein oder zwei Kernkörperchen. Die Anhäufung der Kerne, d. h. also die Größe der Zellen des Endfadens, ist sehr verschieden. In den beiden Endabschnitten mit den polyedrischen Zellen können vier Kerne nebeneinander im Endfaden liegen (Fig. 16), während in der fibrillären Region höchstens zwei nebeneinander gelagert sind (Fig. 13).

Wie schon vorher erwähnt, geht die fibrilläre Struktur der Endfadenzellen gegen die Endkammer hin wieder in die polyedrische über. Schließlich werden die Zellen spindelförmig und, quer zur Längsachse der Eiröhre sich anordnend, bilden sie in mehrschichtiger Lage einen deutlichen Abschluß des Endfadens gegen die Eiröhre (Fig. 15 u. 16 *zp*). Dieses Zellpolster erscheint auf Längsschnitten oft schwach kuppelförmig nach dem Endfaden hin abgerundet, denn die Randzellen lagern sich mitunter tiefer in die Endkammer hinein als die centralen Zellen des abschließenden Polsters (Fig. 15). Eine Abgrenzung der Endkammer gegen den Endfaden durch eine Lamelle der Tunica propria, wie sie nach den Untersuchungen von GROSS, KÖHLER usw. bei Hemipteren und einigen Coleopteren vorhanden ist, fehlt bei *Dytiscus*.

b. Die Eiröhren.

Die Eiröhren der Insekten lassen die Verhältnisse der Eibildung schon am frischen Objekt in ungemein übersichtlicher Weise erkennen und sind deshalb mit Vorliebe zur Beobachtung dieses wichtigen Vorganges benutzt worden. Auch die Eiröhren von *Dytiscus* haben wiederholt, im frischen wie im konservierten Zustand, als Untersuchungsobjekt gedient, da auch sie sich hierfür als sehr geeignet erwiesen. Es gehört nicht in den Rahmen dieser sich mit der gesamten Morphologie des Geschlechtsapparates beschäftigenden Arbeit, die Vorgänge der Eibildung eingehend zu erörtern und den verschiedenen, seit den Untersuchungen von STEIN und LEYDIG, sowie KORSCHELT, WIELOWJESKI und WILL bis auf GROSS, GIARDINA, DEBAISIEUX und GÜNTHERT (1910) geäußerten Anschauungen Rechnung zu tragen, sondern es soll ausschließlich eine Beschreibung der Eiröhre von *Dytiscus* und der sich in ihr abspielenden Vorgänge gegeben werden, wobei sich die erhaltenen Befunde mit den neuen Untersuchungen über die Oogenese bei *Dytiscus* recht gut in Einklang bringen lassen.

Es wurde bereits gezeigt, daß der Endfaden gegen die Eiröhre durch einige Lagen spindelförmiger, fast quer gelagerter Zellen abgegrenzt ist. Unter dieser Zellenschicht beginnt nun die Keimzone der Eiröhre, die Endkammer (Fig. 15 u. 16, sowie Fig. 14 *endk*). Sie ist ebenso wie der Endfaden umgeben von der Tunica propria (*tp*), die weiter nach hinten auf die Wachstumszone der Eiröhre übergeht.

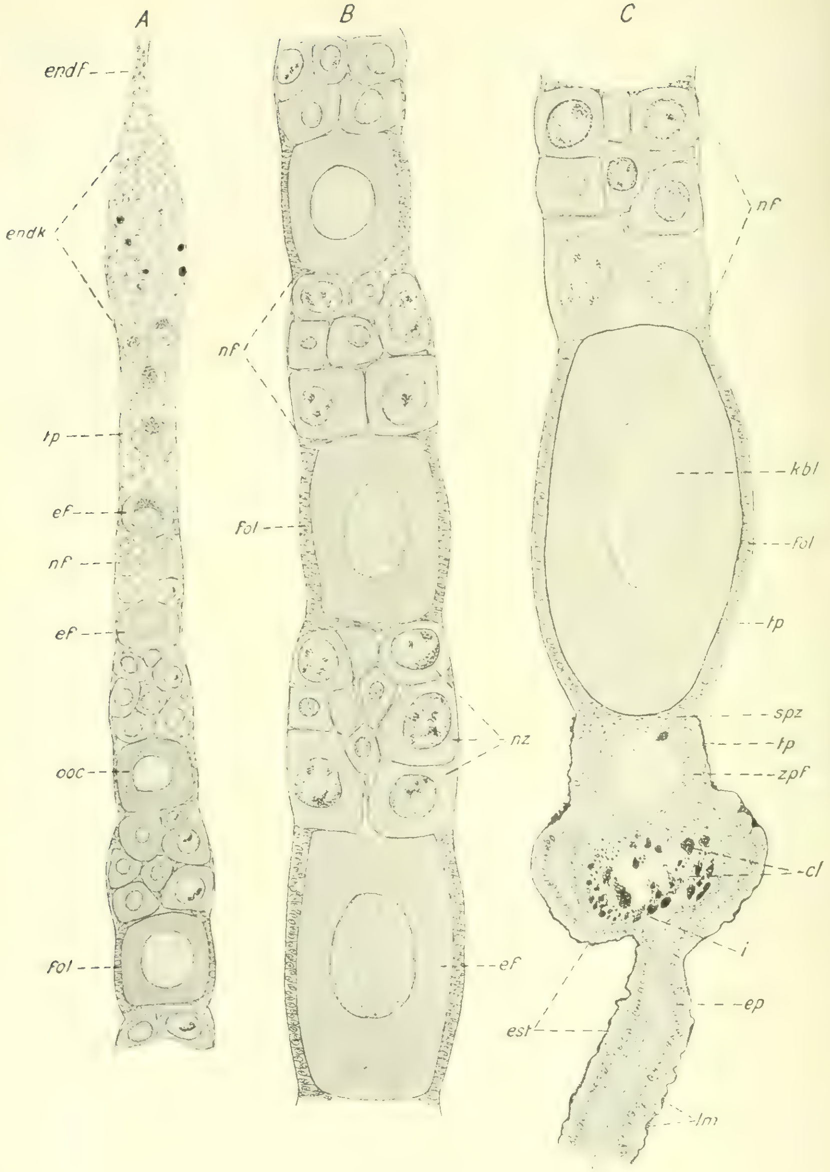

A
B
C
endf
endk
tp
ef
nf
ef
ooc
fol
nf
fol
nz
ef
nf
kbl
fol
tp
spz
tp
zpf
cl
i
ep
est
lm

Fig. 14.

Eiröhre eines alten Käfers in drei Abschnitten dargestellt. In *A* oben der Endfaden (*endf*), darunter die Endkammer (*endk*) mit den anschließenden jüngeren Ei- und Nährfächern. In *B* ältere Ei- und Nährfächer, ebenso in *C*. Am Ende ein leeres, zerfallendes Fach und der becherförmig sich anschließende Eiröhrenstiel (*est*). *ef*, Eifach; *nf*, Nährfach; *ooc*, Oocyte; *fol*, Eifollikel; *nz*, Nährzellen; *kbl*, Keimbläschen; *tp*, Tunica propria; *spz*, spindelförmige Follikelzellen; *zpf*, Zellpfropf; *cl*, Corpus luteum; *ep*, Epithel; *lm*, Längsmuskelfasern. Vergr. 88/1.

In dem vorderen Abschnitte der Endkammer finden wir dicht unter dem abschließenden Zellpolster zweierlei Zellelemente. Zunächst Zellen mit kleinen, ovalen Kernen (Fig. 15 u. 16 *epz*), die meist einen deutlichen Nucleolus aufweisen. Die Grenzen dieser Zellen sind kaum zu erkennen. Es sind dies die Epithelzellen der Eiröhre, welche identisch sind mit den Zellen des Endfadens und an den reiferen Eiern den Eifollikel bilden. In der Endkammer treten sie regellos verstreut auf.

Neben diesen Zellen somatischen Charakters treten an der Spitze der Endkammer Zellen auf, deren Kerne wesentlich größer und chromatinreicher sind als die der Epithelzellen (Fig. 15 u. 16 *oog*). Auch bei den kleinsten Zellen dieser Art kann man meist die Zellgrenzen deutlich erkennen. Es sind dieses die Keimzellen oder Oogonien, von denen die Eizellen und Nährzellen herstammen. Diese Zellen nehmen nach hinten schnell an Größe zu; sie wachsen unter mitotischen Teilungen heran.

Auf diese erste Region der Endkammer, die durch die Vermehrung und das Heranwachsen der Oogonien gekennzeichnet ist, folgt nun ein zweiter Abschnitt, in welchem die Nährzellbildung ihren Anfang nimmt. Man findet hier neben den überall verstreut auftretenden Epithelzellen größere Zellkomplexe (Fig. 15 u. 16 *ros*), deren Einzelzellen nur teilweise durch Zellgrenzen voneinander abgetrennt erscheinen. In der gemeinsamen Plasmamasse dieser Zellanhäufung findet sich gewöhnlich ein größerer, sehr chromatinreicher Kern, während neben diesem etwas kleinere Kerne auftreten, die chromatinärmer erscheinen. Der größere ist der Kern der Oocyte, die kleineren sind die Kerne der durch erbungleiche Teilung aus der Oogonie hervorgegangenen Nährzellen (Fig. 15 u. 16 *nz*). Die Zahl der mit der Oocyte zusammenhängenden Nährzellen nimmt nach hinten allmählich zu. Nach den Untersuchungen von Giardina erfolgt eine viermalige Teilung der Oogonie, durch gleichzeitige Teilung der gebildeten Nährzellen ergeben sich zum Schlusse 15 Nährzellen, die mit der Oocyte im Zusammenhang bleiben.

Das Chromatin des Oogonienkernes weist während der Teilungen gewisse Differenzierungen auf. Es zerfällt gewöhnlich in eine kompakte dunklere und eine granulierte hellere Masse. Diese beiden Bezirke können nebeneinander im Kerne liegend je eine Hälfte desselben einnehmen (Fig. 15 u. 16). Oft jedoch liegt die kompakte Masse im Centrum des Kernes, umgeben von der helleren Zone des granulierten Chromatins. Wie aus den Untersuchungen von Giardina und Günthert hervorgeht, ist diese Differenzierung des Chromatins ein charakteristisches Stadium der differentialmitotischen Teilung der Oogonien, die zur Bildung der Nährzellen führt. Nähere Angaben, wie diese Differenzierung des Chromatins zustande kommt, finden sich bei Debaisieux.

Die mit den Oocyten zusammenhängenden Nährzellen gewähren den Anblick von Rosetten (Fig. 15 u. 16 *ros*). Diese Rosetten weisen meist eine bestimmte Orientierung der Endkammer auf, und zwar derart, daß die Oocyte nach der Wachstumszone der Eiröhre zu gelagert ist. Die Rosetten, welche anders orientiert sind, haben geringe Aussicht auf Entwicklung und verfallen meist der Degeneration. Degenerierende Rosetten findet man daher sehr häufig in der Endkammer, besonders aber im Sommer in den Eiröhren alter Käfer (Fig. 15). In solchen Endkammern kann man oft eine dunkle Region unterhalb der helleren Spitze unterscheiden (Fig. 15), wie dies schon von Will beschrieben wurde. Die dunklere Region enthält dann fast ausschließlich degenerierende Rosetten (*degros*), kenntlich an ihrer sehr unregelmäßigen Form und dem Fehlen der Zellgrenzen innerhalb der Rosetten. Der Zusammenhang der Nährzellen mit den Oocyten läßt sich besonders

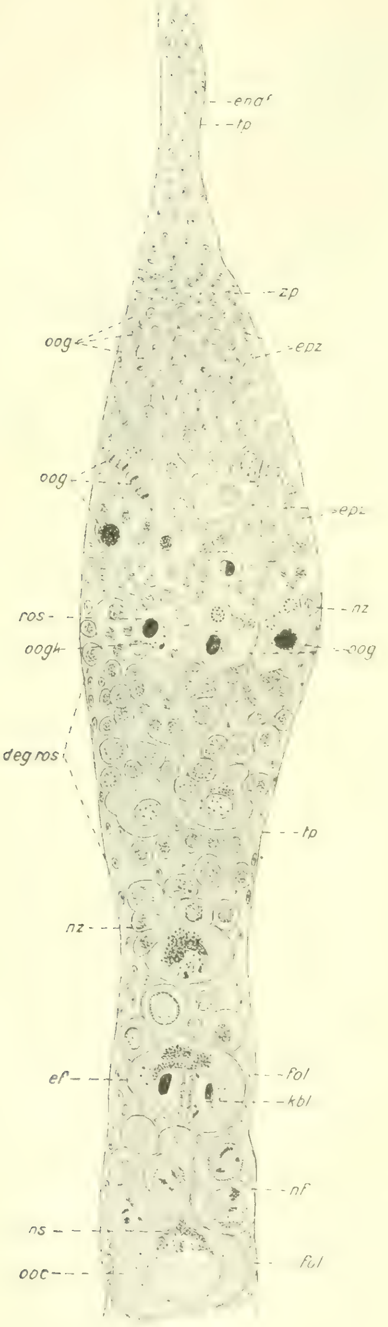


Fig. 15.

Endkammer mit Endfaden (*endf*) und die jüngeren Ei- und Nährfächer eines alten Käfers. *tp*, Tunica propria; *zp*, abschließendes Zellpolster der Endkammer; *oog*, Oogonien in verschiedenen Altersstadien, zwei in Mitose; *oogk*, Oogonienkern; *epz*, Epithelzellen; *ros*, Rosetten; *degros*, degenerierte Rosetten; *ef*, Eifach; *fol*, Eifollikel; *kbl*, Keimbläschen; *nf*, Nährfach; *nz*, Nährzellen; *ns*, Nährsubstanz. Vergr. 220/1.

in den jüngeren Eianlagen, welche unter der Endkammer liegen, gut erkennen. Die Membranen sind nämlich stellenweise unterbrochen, so daß also der Eiplasma mit dem Plasma der Nährzellen in Verbindung steht. Es handelt sich hier um ringförmige Öffnungen in den Zellmembranen. Auch zwischen den einzelnen Nährzellen sind solche Kommunikationen vorhanden (Fig. 17), so daß also indirekt sämtliche Nährzellen eines Nährfaches mit dem zugehörigen Ei in Verbindung stehen.

Am Übergange der Endkammer in die Wachstumszone der Eiröhre finden sich Rosetten, welche schon stärker herangewachsen sind. Sie weisen in ihrem Kerne bedeutende Veränderungen auf. Der vorher mit Chromatin angefüllte Kern wird immer heller und nimmt das charakteristische Aussehen des Keimbläschens an (Fig. 15 *kbl*), welches die ersten Eianlagen der Wachstumszone zeigen. Das Hellerwerden des Kernes dürfte sich daraus erklären, daß derselbe an Größe zunimmt und das Chromatin sich nunmehr feiner verteilt. Die Nährzellen dagegen weisen in dieser Region ein ganz anderes Verhalten auf. Ihr Chromatin vermehrt sich auffallend stark, so daß zunächst der ganze Kern mit feinsten Chromatinkörnchen angefüllt ist. Die Kerne der Nährzellen verhalten sich demnach in dieser Beziehung so, wie man es nach den Untersuchungen von KORSCHELT von den Kernen secernierender Zellen bei Insekten und andern Tieren kennt. Die Vermehrung des Chromatins geht jedoch noch weiter, so daß es in den Nährzellkernen der reiferen Eianlagen

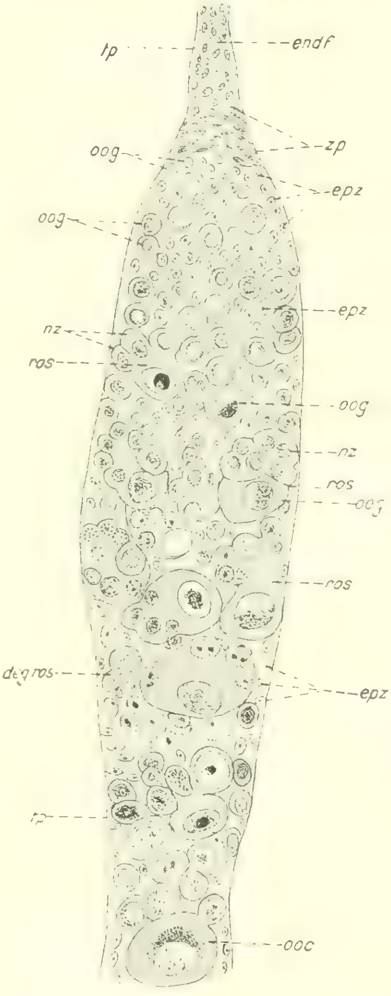


Fig. 16.

Endkammer der Eiröhre eines $^1/_2$jährigen Käfers. Bezeichnungen wie in Fig. 15. Vergr. 220/1.

zu flockigen Chromatinanhäufungen kommt (Fig. 15 u. 17). Dabei wachsen nicht nur die Kerne, sondern auch die Zellen stark heran.

Die starke Chromatinvermehrung in den Kernen der Nährzellen steht, wie erwähnt, im Zusammenhang mit ihrer Aufgabe, dem Ei Nährsubstanzen zu liefern. Nach der von Giardina und Günthert gegebenen Darstellung treten aus den Nährzellkernen feinste Chromatinkörnchen als Chromidien aus. Sie wandern auf Plasmastraßen, die infolge ihrer dunklen Färbung besonders an jüngeren Nährfächern deutlich zu erkennen sind (Fig. 17), zum Keimbläschen hin. Das Auftreten von konzentrischen Ringen um den Kern der Nährzellen suchen die genannten Autoren mit der ernährenden Funktion der Nährzellen in Zusammenhang zu bringen und erklären sie als abgestoßene Kernmembranen (Fig. 17). Wie bereits vorher erwähnt wurde, konnte es nicht die Aufgabe dieser die Morphologie des ganzen Geschlechtsapparates behandelnden Arbeit sein, die mehr auf cytologischem Gebiete liegenden Erscheinungen an den Ei- und Nährzellen der Eiröhren eingehend zu verfolgen, weshalb sich die hier gegebene Darstellung an diejenige der neueren Autoren anlehnt. Die hier mitgeteilten Beobachtungen und Abbildungen sollen nur eine übersichtliche Darstellung der Verhältnisse geben, beanspruchen jedoch nicht, eine Entscheidung dieser zum Teil recht schwierig zu beurteilenden Fragen herbeizuführen.

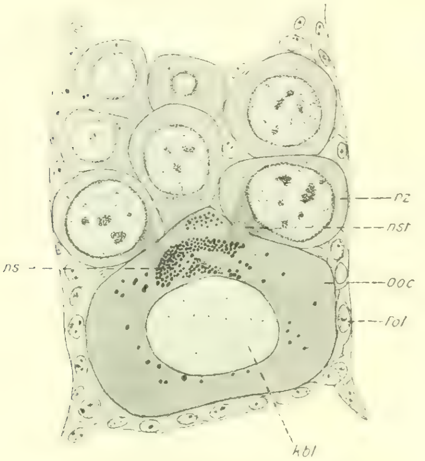


Fig. 17.

Einzelnes Eifach mit anhängendem Nährfach. Figur zeigt den Zusammenhang der Oocyte mit den Nährzellen durch Plasmaverbindungen (*nst*). Bezeichnungen wie in Fig. 15. Vergr. 395/1.

Die von den Nährzellkernen ausgeschiedenen Chromidien sollen nun bei *Dytiscus* bald nach ihrem Austritte aus dem Kern aufgelöst werden und in flüssiger Form auf das Ei übergehen. Demgegenüber ist zu erwähnen, daß diese Körnchen sehr oft bis an den Rand der Nährzellen hin, auf günstigen Schnitten auch bis in das Eiplasma hinein, gut zu erkennen sind (Fig. 17). Daß sie vor ihrem Austritte aus der Nährzelle aufgelöst werden, ist deshalb nicht besonders wahrscheinlich oder doch nach meinen eigenen Beobachtungen zum mindesten nicht nötig, jedoch mögen sie oft so fein sein, daß sie nicht mehr erkannt werden können. Auch findet man in den Eianlagen, welche dicht unter der Endkammer liegen (Fig. 15—17) in dem Plasma der Eizelle, und zwar besonders an dem Pol, welcher dem zugehörigen Nährfache zugewandt ist, starke Anhäufungen einer körnigen Substanz, welche man mit derjenigen in den Nährzellen in Verbindung bringen möchte. Freilich sind diese Körnchen, welche sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färben, von gröberer Struktur und könnten innerhalb des Ooplasmas neugebildet sein. Diese Körnchen liegen dem Oocytenkerne oft derart dicht an, daß dessen Begrenzung nicht zu erkennen ist. Je weiter die Eianlagen von der Endkammer entfernt liegen, desto geringer werden diese Anhäufungen; auch treten die Körnchen spärlich um das Keimbläschen herum verteilt auf (Fig. 15). Die Vermutung liegt jedenfalls nahe, daß es sich dabei um Nährsubstanz handelt, die von den Nährzellen abgeschieden wurde. Ob diese nun von den Nährzellen direkt abgeschieden oder im Ooplasma erst einer weiteren Bearbeitung unterworfen wurde, die zu einer Umformung führte, ist schwer zu entscheiden. Erwähnt sei noch, daß man besonders in den jungen Eianlagen oft rings um das Keimbläschen herum kleine Vacuolen findet, welche die resorbierten Körnchen hinterlassen haben. Giardina kommt auf Grund eingehender Untersuchungen zu dem Resultate, daß diese Körnchen als Fetttröpfchen anzusehen sind.

Die aktive Betätigung des Keimbläschens bei diesem Prozesse ist sehr leicht im Frühjahr an lebenden Eiröhren zu erkennen, da die Eier um diese Zeit vor der Ablage in starker Entwicklung begriffen sind. In physiologischer Kochsalzlösung betrachtet, zeigen die Keimbläschen pseudopodienartige Fortsätze. Die eingehenden Untersuchungen Korschelts (1887) haben dargetan, daß es sich dabei nicht um Schrumpfungen handeln kann. Außerdem möchte ich noch hinweisen auf Brandt, welcher ähnliche Formveränderungen des Keimbläschens für die Eier verschiedener Insekten, Würmer usw. beschreibt. Das Auftreten dieser Pseudopodien wird übrigens auch von Giardina bestätigt, doch steht er auf dem Standpunkte, daß es sich hier nicht um Vorgänge zu handeln braucht, die durch die Nahrungsaufnahme des Eies bedingt sind.

In der Endkammer bilden die regellos verstreuten Epithelzellen ein Gerüst zwischen den Oogonien und Rosetten. Unterhalb der Endkammer sind die Rosetten bereits so umfangreich, daß sie die Eiröhren fast in ihrer ganzen Breite erfüllen. Hier legen sich nun die Epithelzellen als kontinuierliches Epithel um das junge Ei herum und bilden so seinen Follikel (Fig. 15.*fol*). Einzelne Zellen schieben sich auch zwischen die Nährzellen ein. Der Eifollikel ist insofern unvollständig, als er den Eipol, der dem zugehörigen Nährfache zugewandt ist, frei läßt, da hier die Plasmaverbindungen das Ei mit den Nährzellen verbinden. Der entgegengesetzte Eipol wird hingegen von dem Follikel überzogen. Er stellt hier ein Pflasterepithel dar, während er sonst ein mäßig hohes Cylinderepithel ist. In der Umgebung der jüngeren Eianlagen sind weniger, um die älteren dagegen mehr Follikelzellen vorhanden, auch wird ihre Lagerung nach hinten zu regelmäßiger. Wie aus der Betrachtung der Fig. 14 hervorgeht, muß eine recht beträchtliche Vermehrung der Epithelzellen von den jüngeren zu den älteren Follikeln stattfinden.

Die Kerne der Follikelzellen sind relativ groß. An dem ausgebildeten Follikel der reiferen Eianlagen sind die Kerne chromatinreicher als an den jüngeren Oocyten. Man erkennt in ihnen meist einen oder zwei Nucleoli, doch stellen dieselben Zusammenhäufungen feinster Körnchen dar. Der Kern weist außerdem noch feine Granula auf, so daß er starke Ähnlichkeit mit Drüsenkernen gewinnt. Diese Differenzierung des Kernes hängt jedenfalls zusammen mit der Aufgabe des Follikels, Substanzen an das Ei abzugeben und späterhin das Chorion zu liefern.

Das Chorion ist an den letzten Eianlagen der Eiröhren zu erkennen und zwar besonders deutlich, wenn der Eikörper etwas geschrumpft ist. Man erkennt es in solchen Fällen als abgehobene, feine Membran, welche stark gefärbt erscheint. Es weist eine unregelmäßige Felderung auf, die an abgelegten Eiern gut zu erkennen ist. Bezüglich der Bildung des Chorions darf auf die von Korschelt an andern Insekten angestellten Untersuchungen sowie auf die neueren Arbeiten von Gross und Köhler verwiesen werden.

Nachdem im Vorhergehenden der Bau der Eiröhre eines erwachsenen Käfers geschildert wurde, dürfte es nicht ohne Interesse sein, die Beschaffenheit der Eiröhre eines jungen, 12 Stunden alten Tieres kennen zu lernen, ohne daß der Vergleich freilich im Rahmen dieser andre Zwecke verfolgenden Untersuchung im Einzelnen durchgeführt werden könnte.

Die Eiröhre dieses jungen Käfers ist noch sehr kurz; ihre Länge von der Spitze der Endkammer bis zum Hinterende der letzten Eianlage beträgt nur 0,8 mm gegen 7 mm im ausgebildeten Zustand. Die Endkammer (Fig. 18 *endk*) ist nicht umfangreicher als der an sie sich anschließende Teil der Eiröhre, stellt also keine Anschwellung des Schlauches dar. Die Zahl der schon angelegten Nähr- und Eifächer beträgt drei, selten vier, dabei läßt nur das letzte Nährfach die typische regelmäßige Lagerung der einzelnen Nährzellen erkennen. Dieses Nährfach (Fig. 18 *nf3*) ist stets umfangreicher als das zugehörige Eifach, wölbt sich aus der Eiröhre hervor und bildet eine für die junge Eiröhre charakteristische Anschwellung. Der Endfaden der Eiröhre weist dem des alten Käfers gegenüber keine Abweichungen auf, jedoch tritt das abschließende Polster der spindelförmigen Zellen (Fig. 18 *zp*) hier tiefer in die Endkammer hinein und ist von größerer Mächtigkeit.

Der Inhalt der Endkammer weicht ebenfalls nicht wesentlich von demjenigen einer alten Endkammer ab. Hervorzuheben ist, daß auch hier schon die Propagationszellen scharf von den somatischen Zellen gesondert erscheinen. Die Zellgrenzen sind stets deutlich zu erkennen. An Größe kommen die an der Spitze der Endkammer liegenden Keimzellen (*kz*) denen, die man in den Endkammern alter Käfer findet, völlig gleich, nach hinten nehmen sie etwas an Größe zu. Im mittleren Teile der Endkammer sind bereits die später sich zu Oocyten (*ooc*) entwickelnden Zellen zu erkennen, denn sie weisen meist die beiden charakteristischen Chromatinbezirke oder ein fädiges Chromatin auf, zum Unterschiede von dem grobkörnigen Chromatin der Nährzellen.

Die Epithelzellen (*epz*), welche später den Eifollikel bilden, finden sich sehr zahlreich in der Endkammer. Sie sind leicht

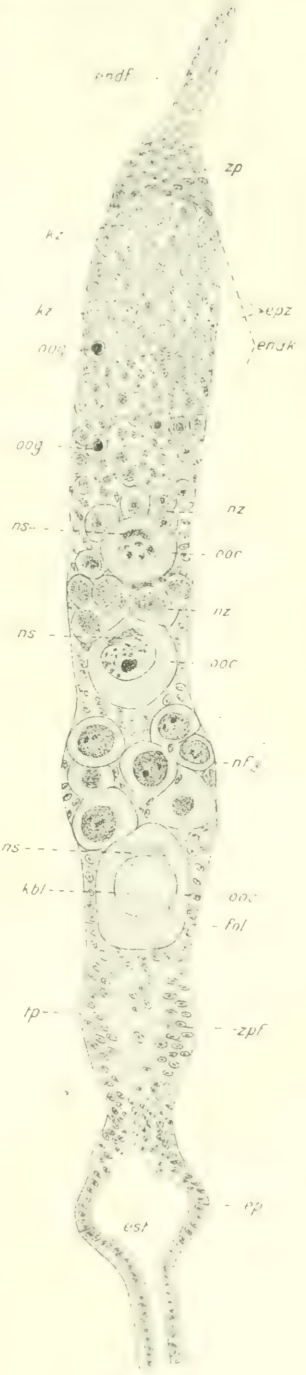


Fig. 18.

Eiröhre eines 12 Stunden alten Käfers mit anschließendem Eiröhrenstiel (*est*). Drei Ei- bzw. Nährfächer sind ausgebildet. Unter dem letzten Ei ein mächtiger Zellpfropf (*zpf*). Bezeichnungen wie in Fig. 14. Vergr. 180/1.

an ihren chromatinarmen Kernen zu erkennen, in denen der Nucleolus stark hervortritt.

Die Rosettenform der Oogonien mit den daran hängenden Nährzellen tritt auch in der jungen Eiröhre schon zu Tage, jedoch finden sich die Rosetten hier weniger häufig als in der alten Eiröhre. Während der Kern der ältesten Oogonien stets einige Chromatinballen aufweist, verteilt sich das Chromatin im Oocytenkern und löst sich zunächst in Fäden auf (Fig. 18). Die Verteilung wird allmählich gleichmäßiger, und in der ältesten Eianlage findet sich schon ein typisches Keimbläschen (*kbl*). Die Anlagerungen grobkörniger Nährsubstanz (*ns*) an der dem zugehörigen Nährfach zugewandten Seite des Keimbläschens sind auch hier vorhanden und zwar am stärksten in der dicht an der Endkammer liegenden Oocyte. Auch in dem Plasma der durch einen sehr chromatinreichen Kern ausgezeichneten Nährzellen finden sich feinste Chromatinpartikelchen.

Die Eiröhre des jungen Käfers stimmt demnach in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen des alten Käfers überein. Vor allem ist von Bedeutung, daß eine scharfe Sonderung der Keim- und Follikelzellen in der jungen Eiröhre schon vorhanden ist. Die große Anzahl der Keimzellen in der Endkammer und ihre bedeutende Größe deutet darauf hin, daß die Differenzierung und Vermehrung derselben schon in Larve und Puppe vor sich gehen muß. Wo und wie sie erfolgt, darüber sollen Untersuchungen Auskunft geben, die von andrer Seite in Angriff genommen wurden.

c. Der Eiröhrenstiel.

Form und Struktur des Eiröhrenstieles sind, der Literatur nach zu urteilen, recht verschieden, so daß es nicht weiter Wunder nimmt, daß der Eiröhrenstiel bei *Dytiscus* einige Besonderheiten aufweist. Es liegen überhaupt nur von wenigen Autoren Angaben über den Eiröhrenstiel vor. Von den älteren Forschern, LEYDIG und BRANDT, wird, wie schon früher erwähnt, für verschiedene Gattungen unterhalb des letzten Eies eine »Klappe« und darüber eine Einkerbung beschrieben und abgebildet, doch sind die Angaben sehr wenig eingehend, so daß aus ihnen wenig zu entnehmen ist. Umfassendere Untersuchungen stellte KORSCHELT (1887) an; er beschreibt diese Verhältnisse auch für *Dytiscus*. Es wird sich später Gelegenheit bieten, auf die Resultate dieser Arbeit näher einzugehen.

Wie schon früher (Seite 177) ausgeführt wurde, befindet sich unterhalb des letzten Eies der Eiröhre eine schmale Einschnürung und darauf folgend eine becherförmige Anschwellung des anschließenden Schlauches. Auf Schnitten durch diesen Abschnitt, der den Übergang der Eiröhre in den Eiröhrenstiel darstellt, erhalten wir folgendes Bild: Der Follikel des letzten Eies zeigt an dem hinteren Eipole spindelförmige Epithelzellen in mehrschichtiger Lage (Fig. 14 *spz*). Diese Zellen gehen über in einen Zellpfropf (*zpf*), der die Einschnürung unter dem letzten Ei größtenteils erfüllt. Dieser Pfropf wird gebildet durch die unregelmäßige Anhäufung von Zellen, deren Grenzen nur stellenweise zu unterscheiden sind, deren Kerne aber dafür sprechen, daß es sich um Follikelzellen handelt, die teilweise der Auflösung verfielen. Die Wandung des Schlauches zeigt hier keine einschichtige epitheliale Auskleidung wie im Bereiche der Eikammern, sondern die Zellen bilden eine unregelmäßige, mehrschichtige Lage an der Wandung.

Auf diesen eingeschnürten Abschnitt folgt nach hinten der Becher, welcher vom Eiröhrenstiel gebildet wird. Auf Fig. 14 ist zu erkennen, daß das Epithel des Eiröhrenstieles (*ep*) an den Zellpfropf von außen herantritt, sich nach innen einschlägt und so den Pfropf becherförmig abschließt. Nach dem Bechergrunde hin wird das eingeschlagene Epithel flacher und verliert sich allmählich ganz. Da bei jungen Käfern das Epithel auch hier vorhanden ist, ist das Schwinden der Zellen hier als sekundäre Erscheinung aufzufassen. Im Centrum des Bechers bildet also nur die Intima (Fig. 14 *i*) den Abschluß des Bechers gegen den ableitenden Schlauch.

Die Angaben Korschelts weichen von den vorhergehenden Ausführungen etwas ab, wie aus seiner Darstellung hervorgeht: »Das zottenbildende Epithel reicht im Eiröhrenstiel sehr weit hinauf und hilft mit dessen Abschluß nach oben bilden, indem es sich zu einer Kuppel wölbt. Ein Teil davon wird deshalb beim Austritt des Eies wahrscheinlicherweise ebenfalls zerstört.« Wir sahen jedoch im Vorhergehenden, daß es sich hier nicht um eine Kuppel, sondern um ein becherförmiges Gebilde handelt. Dieser Unterschied erklärt sich jedoch leicht, denn während in den vorstehenden Ausführungen die Gestalt des Eiröhrenstieles beschrieben wurde, wie sie sich einige Zeit nach der Eiablage herausgebildet hat, geben die Figuren Korschelts diese Verhältnisse wieder, wie sie unmittelbar nach der Eiablage zu konstatieren sind. In diesem Zustande ist die Becherform des Stieles nur sehr schwach angedeutet durch einige geringe Einfaltungen, die in das Lumen des Eiröhrenstieles hineinragen, welche auch die Abbildungen Korschelts erkennen lassen.

Um nun zu erfahren, wie dieser Becher des Eiröhrenstieles zustande kommt, ist es nötig, die Eiröhrenstiele junger Käfer, die noch keine Eier abgelegt haben, zu untersuchen. Die in Fig. 18 dargestellte Eiröhre eines eben der Puppe entschlüpften Käfers, zeigt an ihrem unteren Ende den anschließenden Eiröhrenstiel. Es fällt sofort auf, daß auch hier unter dem letzten Ei ein starker Zellpfropf (*zpf*) sitzt, welcher die Eiröhre gegen das Lumen ihres Stieles abschließt. Die Zellen dieses Pfropfes zeigen große Ähnlichkeit mit der beim alten Käfer an derselben Stelle vorhandenen Zellmasse. Es sind ebenfalls Follikelzellen, doch ist eine Degeneration derselben hier noch nicht eingetreten und ihre Zellgrenzen sind deutlich zu erkennen. An diesen Zellpfropf tritt nun von unten das Epithel des Eiröhrenstieles (*ep*) heran und schließt sich ohne Abgrenzung an den Pfropf an. Dicht unterhalb desselben bildet nun der Eiröhrenstiel eine kugelige Aufbauchung, dagegen ist ein Becher hier nicht vorhanden. Wir werden jedoch sehen, daß durch Umformung dieser Aufbauchung der Becher zustande kommt.

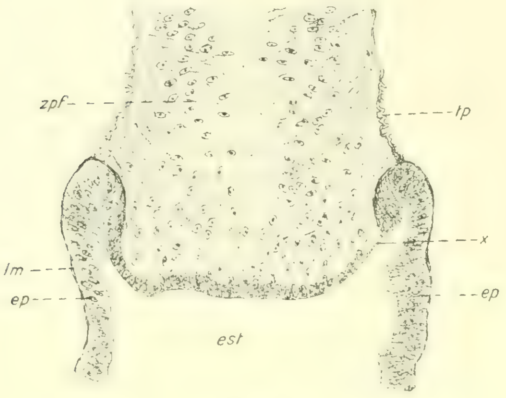


Fig. 19.

Längsschnitt durch den Zellpfropf (*zpf*) eines 4—6 Wochen alten Käfers mit dem anschließenden Eiröhrenstiel (*est*). *ep*, Epithel; *lm*, Längsmuskulatur des Eiröhrenstieles; *x*, Ansatz des Stielepithels an den Zellpfropf. Vergr. 204/1.

Ein älteres Stadium des Eiröhrenstieles zeigt Fig. 20, welche einen Längsschnitt durch die in Frage kommende Region der Eiröhre eines etwa 10 Wochen alten Weibchens darstellt. An die Spindelzellen (*spz*) unterhalb des letzten Eies schließt sich auch hier ein Zellpfropf an, der, ganz median geschnitten, ein schmales Lumen aufweist, welches offenbar durch Auseinanderweichen der seither an Zahl stark vermehrten Zellen zustande kam. Dementsprechend erscheint die Begrenzung dieses Lumens unregelmäßig; der zellige Wandbelag ist mehrschichtig, Zellgrenzen sind an ihm ziemlich gut zu erkennen.

Wichtig ist hier das Verhalten des Epithels des Eiröhrenstieles (*ep*); da es sich dunkler färbt als die Zellen des Pfropfes, so ist es sehr scharf gegen letzteren abgegrenzt. Die Fig. 20 läßt erkennen, daß die beim Weichkäfer vorhandene Aufbauchung (Fig. 18) nicht mehr vorhanden ist und nur auf der linken Seite noch schwach angedeutet erscheint. Das Epithel tritt hier an den Zellpfropf heran und schlägt sich nunmehr nach innen ein. Zum Verständnis des Folgenden ist es jedoch nötig, noch auf ein jüngeres Stadium einzugehen, welches Fig. 19 wiedergibt. Es zeigt diese einen Teil des Zellpfropfes (*zpf*) mit dem anschließenden Epithel des Eiröhrenstieles (*ep*) eines Käfers im Alter von etwa 4—6 Wochen. Man erkennt hier, daß an dem hinteren Ende des Zellpfropfens die einzelnen Zellen sich regelmäßiger lagern und sich gegenüber den übrigen Zellen des Pfropfes durch stärkeres Färbungsvermögen auszeichnen. Ihr Zusammenhang mit dem letzteren ist jedoch auf diesem Stadium noch vollkommen gewahrt. Es bildet sich aber allmählich eine schärfere Begrenzung dieser einschichtigen Zellenlage gegen den Pfropf aus, so daß sie nunmehr (Fig. 20) wie ein scharf gesondertes Epithel in direkten Zusammenhang mit dem Stielepithel tritt und mit diesem zusammen den Zellpfropf am Hinterende becherförmig umfaßt. An der Becherbildung beteiligen sich also Stielepithel und Zellpfropf. Der umgeschlagene Teil des Stielepithels ist nur sehr kurz. Die Stelle, an welcher sich die aus dem Zellpfropf hervorgegangene Zellschicht an das Epithel des Eiröhrenstieles ansetzt, ist in Fig. 19 auf der rechten Seite sehr gut zu erkennen (*x*), da hier die Verbindung mit dem Stielepithel noch nicht hergestellt ist. Auf älteren Stadien (Fig. 20) ist diese Stelle durch eine geringe Verjüngung des Epithels gekennzeichnet.

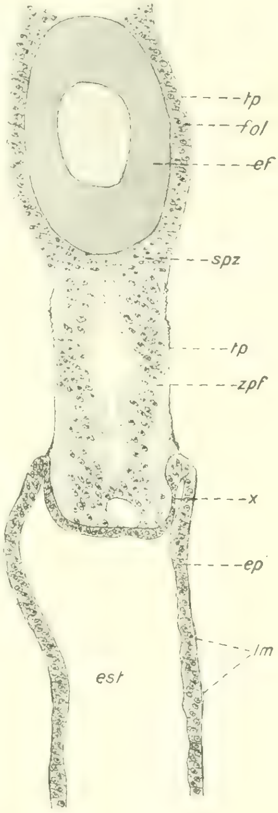


Fig. 20.

Letzte Eianlage (*ef*) eines 3 Monate alten Käfers mit anschließendem Zellpfropf (*zpf*) und Eiröhrenstiel (*est*). Anlage des Bechers durch das Epithel des Eiröhrenstieles (*ep*). *lm*, Längsmuskulatur. Vergr. 108 : 1.

Aus den verschiedenen Stadien der Umformung des Eiröhrenstieles ist zu ersehen, daß der Zellpfropf jedenfalls infolge Heranwachsens der Eiröhren abwärts in die auf Fig. 18 dargestellte Aufbauchung hineinrückt. Dabei rückt die Ansatzstelle des Stielepithels etwas mit abwärts und führt so zur Einfaltung dieses Epithels. Da der Zellpfropf etwas in das Lumen des Eiröhrenstieles hineingeschoben erscheint, so erhält dadurch das abschließende Epithel Becherform, welche allerdings hier noch nicht so stark hervortritt, wie wir sie beim alten Käfer kennen lernten.

Auf dem in Fig. 20 dargestellten Stadium beharrt nun der Eiröhrenstiel bis zur erstmaligen Eiablage. Wenigstens zeigten Käfer, welche über 4 Monate alt waren, keine Abweichungen von dieser Form. Da nun bei älteren Tieren der Becher bedeutend besser ausgebildet erscheint, so muß der Prozeß der Eiablage von wesentlicher Bedeutung für die definitive Ausgestaltung dieses Abschnittes sein. Leider war es mir trotz reichlichen Materials nicht möglich, diesen Prozeß in bezug auf den Eiröhrenstiel näher zu verfolgen, da infolge des starken Heranwachsens der reifenden Eier die Einfaltungen des Stielepithels die Untersuchungen im höchsten Grade erschwerten. Dagegen war zu konstatieren, daß beim Übertritt des reifen Eies der Becher am Grunde durchbrochen wird, wie auch KORSCHELT angibt, daß aber der Zusammenhang zwischen Eiröhre und Eiröhrenstiel dabei nicht gelöst wird.

Die Bedeutung des Bechers des Eiröhrenstieles liegt nun darin, daß er die Aufgabe hat, den Follikel und das Nährfach des ausgetretenen Eies zurückzuhalten. Sie fallen in dem Becher der Auflösung anheim und verbleiben dort als »Corpus luteum« (Fig. 14 *cl*) bis die neue Eiablage erfolgt. Es färbt sich bei Osmiumsäurekonservierung mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz. Nach erfolgter Eiablage enthält nun die Einschnürungsstelle unterhalb des letzten Eies wieder einen Zellpfropf (Fig. 14 *zpf*), welcher teilweise von den Resten des alten Follikels gebildet wird. Der enge Anschluß des Pfropfes an den Follikel des anschließenden Eies spricht jedoch dafür, daß schon während der Entwicklung dieses Eies Follikelzellen in größerer Anzahl abgeschoben werden.

Auch bei jungen Käfern, die noch keine Eier abgelegt haben, finden sich mitunter in dem Becher dem Corpus luteum ähnliche Substanzen. Es sind dies die Reste degenerierter Ei- und Nährfächer, denn an den jungen Eiröhren kann man sehr oft die Beobachtung machen, daß das letzte Ei und sein Nährfach der Degeneration verfielen.

Es ist nunmehr noch die Frage zu beantworten, wo die Tunica propria der Eiröhre ihr Ende findet. Nach LEYDIG soll sie sich auf den Eileiter fortsetzen. Die Untersuchung über den Verlauf der Tunica bereitet einige Schwierigkeiten wegen der Zartheit dieser Hülle. Als günstig für die Untersuchung erwiesen sich die nach VAN GIESON mit

Pikrinsäure-Säurefuchsin gefärbten Präparate, da sich die Tunica für den roten Farbstoff sehr aufnahmefähig zeigte. Bei dem Weichkäfer ließ sie sich deutlich verfolgen, wie sie den Zellpfropf außen umkleidet (Fig. 18 *tp*) und auf die Aufbauchung des Eiröhrenstieles übergeht. Weiter abwärts wird sie derart zart, daß man sie dem Stielepithel zurechnen darf und sie als dessen Basalmembran ansprechen kann. Sie dürfte hier ihre Bedeutung als elastische Membran verloren haben. An den Eiröhren älterer Käfer (Fig. 14 u. 20) läßt sich die Tunica (*tp*) deutlich bis an den oberen Rand des Bechers verfolgen, wie sie stellenweise stark gefaltet den Zellpfropf überzieht. Beim Zerren von frischen Eiröhren reißt man auch stets an dieser Stelle die Verbindung der Eiröhre mit ihrem Stiele durch und zieht den Zellpfropf mit dem Corpus luteum aus dem Becher heraus. Es deutet dies darauf hin, daß an dieser Stelle die Resorption der Tunica nach der Eiablage stattfindet, da sich hier der Zusammenhang am leichtesten löst. Diese Stelle ist infolgedessen auch als Ende der Eiröhre aufzufassen, wie dies auch von Korschelt in ähnlicher Weise begründet wird.

Die Einschnürungsstelle gehört also mit dem Zellpfropf noch der Eiröhre an. Sie ist jedoch nur beim alten Käfer als entleerte Eikammer aufzufassen. Bei jungen Käfern aber, die noch keine Eier abgelegt haben, enthält dieser Abschnitt Epithelzellen, die schon auf frühesten Stadien der Imago auftreten und über deren Herkunft nur eine Untersuchung der Geschlechtsanlagen der Larven oder Puppen Klarheit schaffen kann.

Das Epithel des Eiröhrenstieles (*ep*) ist besonders bei älteren Käfern (Fig. 14) ein typisches Cylinderepithel mit kleinen Kernen. Das Plasma ist fein granuliert und deutet auf die secretorische Funktion der Zellen hin. Auf Schnitten erscheint das Lumen des Stieles mit dem abgesonderten, fädigen Secrete erfüllt. Die Intima des Epithels ist sehr fein und wegen des Secretüberzuges oft sehr schwer zu erkennen. Die Wandung des Eiröhrenstieles ist von großer Elastizität. Beim Austritt der reifen Eier wird sie derart gedehnt, daß sie diese nur als dünne Kontur überzieht. Zellgrenzen sind in diesem Fall nicht mehr zu erkennen und selbst die Kerne schwer aufzufinden.

Dem Epithel außen aufgelagert ist eine sehr feine Längsmuskulatur (Fig. 14 u. 20 *lm*); dieselbe ist nur einschichtig und besteht aus äußerst dünnen Fasern. Sie setzt sich nach hinten auf den Eierkelch fort. Ringmuskelfasern sind am Eiröhrenstiele nicht nachzuweisen, und wir werden sehen, daß solche erst am Eiergange auftreten.

d. Der Eierkelch.

Ein Querschnitt durch den Eierkelch zeigt uns die starke Faltung der Kelchwandung (Fig. 22). Das Epithel, welches den Eierkelch bildet (Fig. 21 ep_2), ist sehr charakteristisch. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin erscheint es bedeutend heller als das Epithel der Eiröhrenstiele (Fig. 21 ep_1); das Zellplasma ist von feinwabiger Struktur. Die Kerne sind umfangreicher als in dem Stielepithel und besitzen außer granuliertem Chromatin ein oder zwei Kernkörperchen.

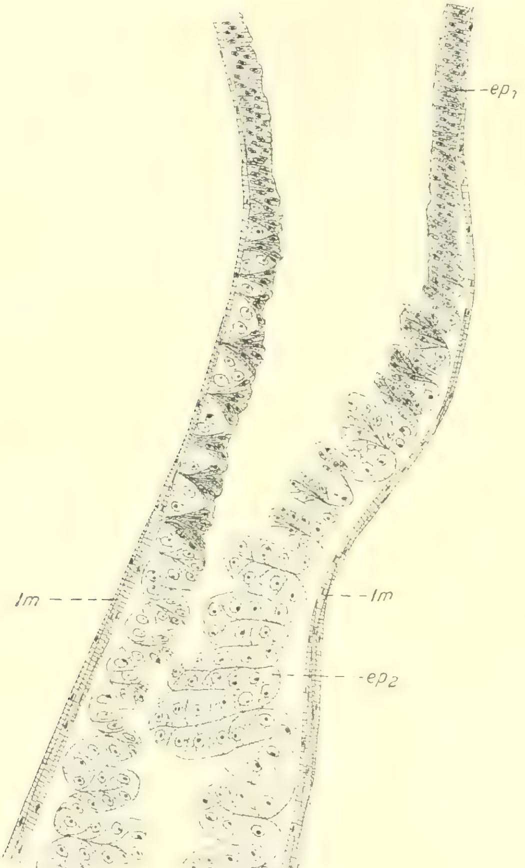


Fig. 21.

Übergang des Eiröhrenstieles in den Eierkelch. Das Epithel des Stieles ep_1 schiebt sich über das Epithel des Kelches ep_2. lm, Längsmuskelfasern. Vergr. 216/1.

Interessant ist die Art und Weise, wie die Eiröhrenstiele in den Eierkelch übergehen. Fig. 21 zeigt diesen Übergang. — Daß der Eierkelch hier als röhrenförmige Forsetzung des Eiröhrenstieles erscheint, liegt an der starken Faltung der Kelchwandung. — Das dunklere Eiröhrenstielepithel (ep_1) schiebt sich über die Falten des Eierkelchepithels (ep_2) hinweg, indem es die Buchten desselben auf der Innenseite des Kelches ausfüllt. Auf diese Weise wird eine feste Verbindung des Eierkelches mit den Eiröhrenstielen erzielt.

2. Der Leitungsapparat.

Die unter dem Namen Leitungsapparat zusammengefaßten Organe unterscheiden sich von den vorhergehenden, besonders dem ihnen im Bau äußerlich ähnlichen Eierkelch, durch ihren ectodermalen Ursprung:

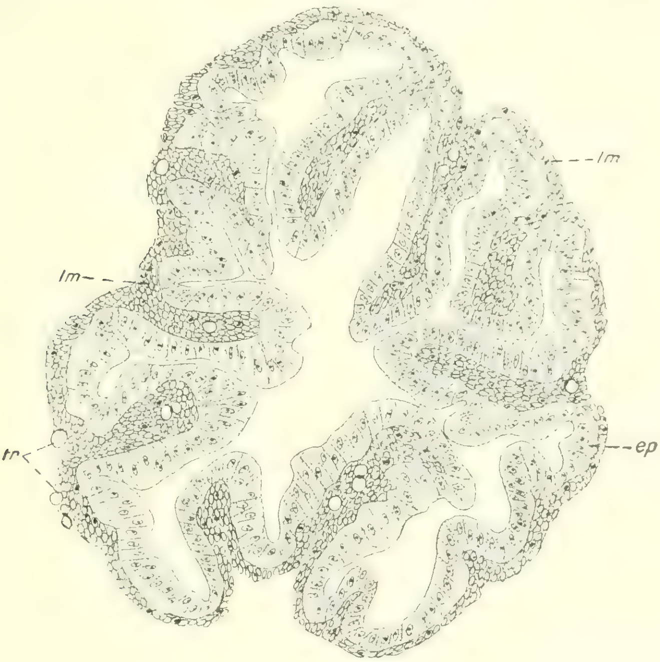


Fig. 22.

Querschnitt durch den Eierkelch, zeigt die starke Faltung der Wandung. *ep*, Epithel; *lm*, Längsmuskulatur von Tracheen *(tr)* durchzogen. Vergr. 216/1.

das Epithel dieser Organe besitzt eine deutliche, chitinöse Intima, welche teilweise mit Gleitschuppen besetzt ist.

a. Der Eileiter.

Nach hinten verengert sich der Eierkelch allmählich und geht in den als Eileiter zu bezeichneten Abschnitt über. Äußerlich eine Grenze zwischen beiden zu erkennen, ist unmöglich. Auf Schnitten jedoch kann man die Grenze zwischen beiden scharf ziehen, da das Eileiterepithel grundverschieden ist von dem des Kelches. Der Übergang beider Epithelien erfolgt scharf abgesetzt und nicht in der Weise, wie es oben für die Eiröhrenstiele beschrieben wurde.

Das Epithel des Eileiters (Fig. 23 *ep*) besteht aus mäßig hohen Zellen mit körnigem Protoplasma. Die Kerne besitzen einen Nucleolus und sind außerdem reich an granuliertem Chromatin. Das Epithel weist eine deutliche Intima auf, welche mit zahllosen feinen Gleitschuppen besetzt ist. Dieselben erscheinen schwach klauenförmig gekrümmt und sind dem Ausgange des Eileiters zu geneigt. Bei sehr starken Vergrößerungen (Fig. 25) erkennt man, daß die Intima (*i*) diese Gleitschuppen überzieht. Das Innere der Schuppe zeigt eine feine Granulation, welche dem Plasma der darunter liegenden Zellen aufsitzt, durch eine sehr feine Kontur (*c*) von ihm aber abgetrennt erscheint. Auf Querschnitten (Fig. 23) zeigt der Eileiter anfangs die starke Faltung des Eierkelches, stellt also einen weiten Schlauch dar, der sich aber nach hinten mehr und mehr verengt bis zu der Vereinigung mit dem Eileiter des zweiten Ovariums zum Eiergange.

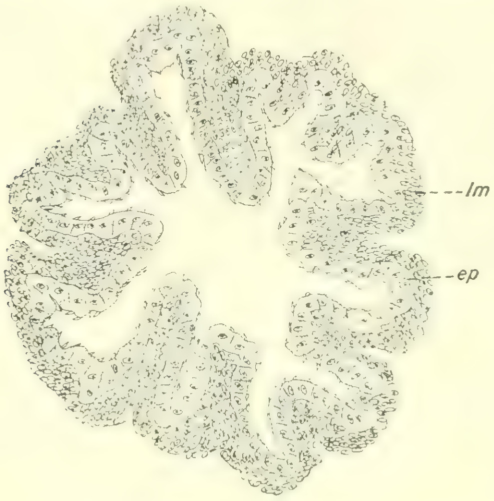


Fig. 23.

Querschnitt durch den Eileiter. *ep*, Epithel des Eileiters, auf der Innenseite mit Gleitschuppen besetzt; *lm*, Längsmuskelfasern. Vergr. 112/1.

b. Der Eiergang.

Der Eiergang, welcher, wie früher beschrieben, einen äußerlich scharf umgrenzten Teil des Leitungsapparates bildet, zeigt hinsichtlich seiner Struktur größte Übereinstimmung mit dem vorhergehenden Abschnitte, dem Eileiter. Das Epithel des Eierganges (Fig. 24 *ep*) bildet die Fortsetzung des Eileiterepithels und stimmt mit diesem vollständig überein. Zum Unterschiede von dem Eileiter ist jedoch das Lumen des Eierganges von durchweg gleicher Weite. Es ist gewöhnlich bis auf einen schmalen Spalt zusammengefallen (Fig. 27) und weist geringe Ausbuchtungen auf.

Die Muscularis des Eierkelches stellt die Fortsetzung der Längsmuskelfasern der Eiröhrenstiele dar. Eine Ringmuskulatur ist am

Eierkelche und an den Eileitern nicht vorhanden. Die Längsmuskulatur ist am Eierkelche schon bedeutend kräftiger wie an den Eiröhrenstielen. In mehrschichtiger Lage schiebt sie sich zwischen die Einbuchtungen der Kelchwandung ein (Fig. 22 *lm*). Diese Muskelschicht ist von zahlreichen Tracheenverästelungen (*tr*) durchsetzt. Nach hinten nimmt sie an Stärke zu, so daß sie am Eileiter wieder kräftiger erscheint als am Eierkelche. Am Eiergange ist die Längsmuskulatur recht bedeutend geworden (Fig. 27 *lm*), und die einzelnen Faserbündel kreuzen sich meist stark (Fig. 24), so daß sie nicht mehr parallel der Längsachse des Ganges verlaufen. Kurz vor der Vereinigung der Eileiter zum Eiergange tritt zu der Längsmuskulatur noch eine allmählich an Stärke zunehmende Schicht Ringmuskulatur, die bei der Einmündung des Eierganges in die Scheide die Längsmuskulatur an Mächtigkeit erreicht (Fig. 27 *rm*).

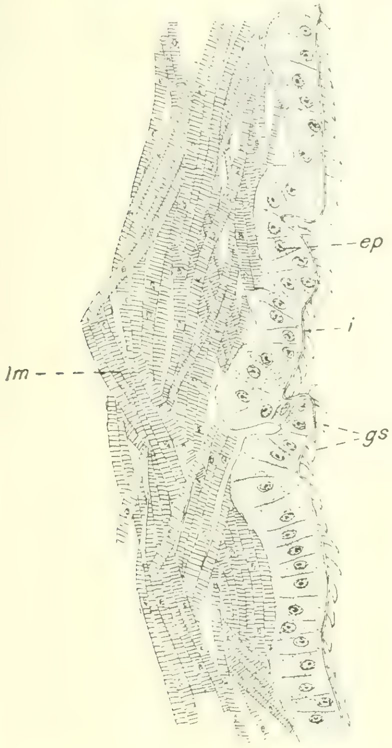


Fig. 24.

Längsschnitt durch die Wandung des Eierganges. Das Epithel *ep* mit Intima (*i*), welche mit Gleitschuppen (*gs*) bedeckt ist. *lm*, stark gekreuzte Längsmuskelfasern. Vergr. 216/1.

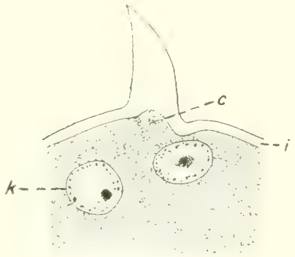


Fig. 25.

Zeigt eine einzelne Gleitschuppe. *i*, Intima; *k*, Kern des Epithels; *c*, Kontur zwischen Schuppe und Zellplasma. Vergr. 1040/1.

Durch die Kontraktion dieser Ringmuskelfasern und die nach hinten gerichteten Gleitschuppen des Eierganges wird jedenfalls bei der Begattung ein Eindringen der Spermatozoen in den Eiergang verhindert, wie anderseits durch die schräge Längsmuskulatur und die Gleitschuppen das Vorrücken der legereifen Eier bewirkt bzw. gefördert wird.

c. Die Scheide.

Die Scheide oder Vagina bildet den letzten, muskulösesten Teil des Leitungsapparates. Ein Querschnitt durch den vorderen Teil der der Vagina zeigt hinsichtlich der Muscularis große Ähnlichkeit mit dem Eiergang, abgesehen davon, daß dieselbe an der Scheide bedeutend kräftiger entwickelt ist (vgl. Fig. 27 u. 28). Die äußerste Schicht wird, wie beim Eiergange, gebildet von einer starken Lage von Ringmuskelfasern, welcher außen dorsal ein Polster Längsmuskulatur aufliegt (Fig. 28). Die Ringmuskulatur umschließt ein mächtiges, sichelförmiges Bündel von Längsmuskelfasern, welches ventral vom Scheidenlumen liegt und die exzentrische Lage desselben bedingt. Zu beiden Seiten des Lumens liegt je ein kleines Drüsenpolster (Fig. 28 *drp*$_2$), welches nach hinten allmählich an Stärke abnimmt und kurz vor dem

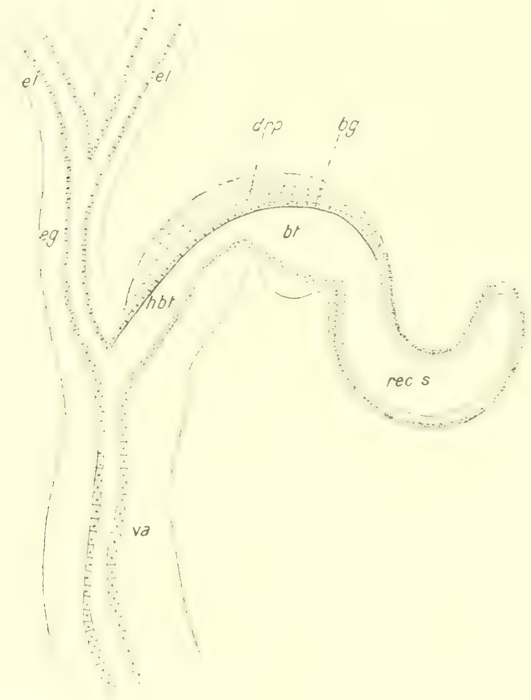


Fig. 26.

Schematischer Längsschnitt durch den Leitungs- und Befruchtungsapparat. *el.* Eileiter; *eg.* Eiergang; *bt.* Begattungstasche; *hbt.* deren Hals; *recs.* Receptaculum; *bg.* Befruchtungsgang; *drp.* Drüsenpolster; *va.* Vagina

Eintritt der Scheide in den Legesäbel endigt. Die ausführenden Gänge dieser Drüsenzellen münden in das Lumen der Vagina. Wegen der starken Epithelfalten sind sie jedoch nur an besonders günstigen Schnit-

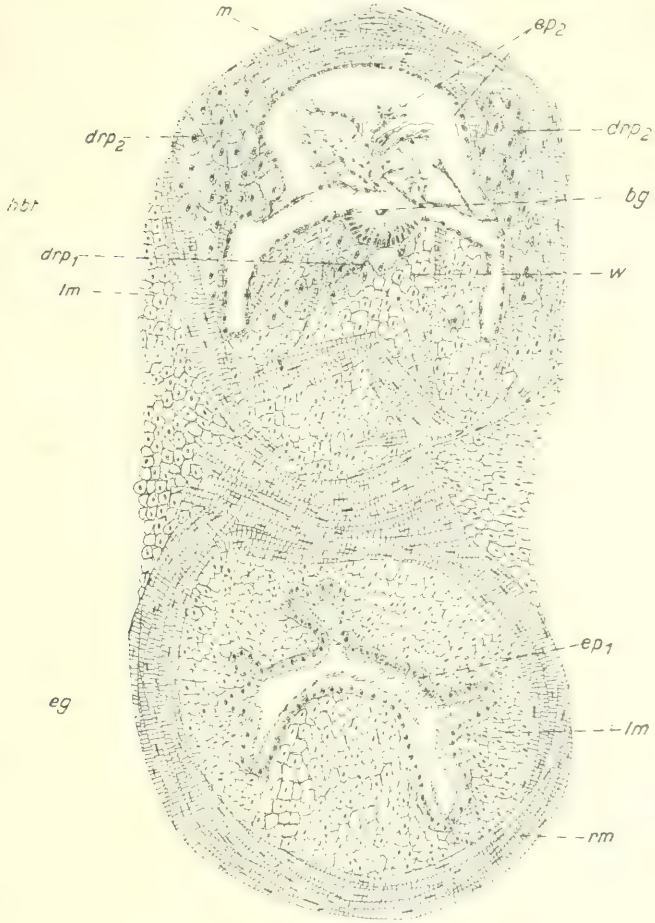


Fig. 27.

Querschnitt durch den Eiergang (*eg*) und den Hals der Begattungstasche (*bbt*) kurz vor ihrer Verschmelzung. *ep*, Epithel; *lm*, Längs-, *rm*, Ringmuskulatur des Eierganges; *ep*, Epithel des Halses drp_1 und drp_2, Drüsenpolster; *w*, Muskelwulst, der den Befruchtungsgang trägt (*bg*). Vergr. 88 1.

ten zu verfolgen. Die Drüsenzellen stimmen vollkommen mit denen des Befruchtungsapparates überein und werden dort näher beschrieben werden.

Das Epithel der Vagina ist ziemlich flach und sehr stark gefaltet, seine Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Die Kerne der Zellen sind sehr klein und färben sich stark mit Hämatoxylin. Nach innen haben die Zellen eine helle chitinöse Intima (Fig. 28 *i*) abgeschieden, welche das Epithel an Stärke übertrifft und fein lamelliert erscheint. Gegen die Muscularis ist das Epithel begrenzt von einer starken Basalmembran.

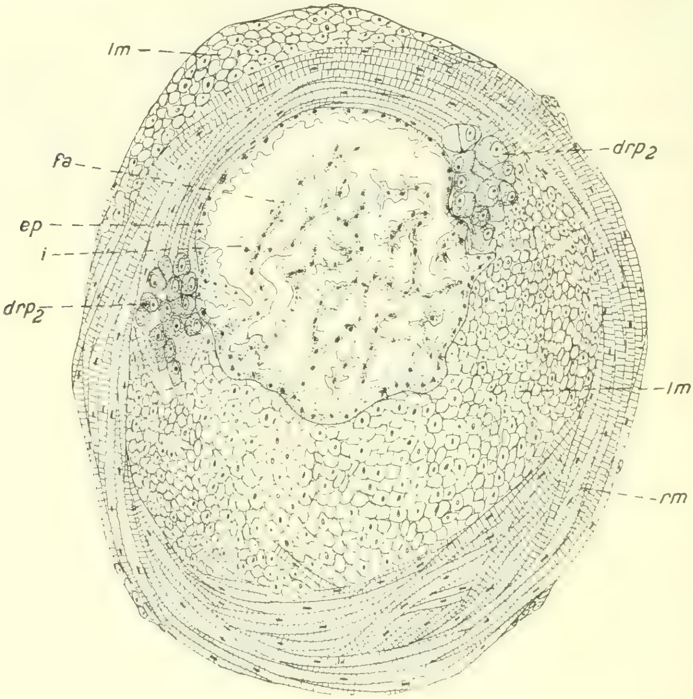


Fig. 28.

Querschnitt durch die Scheide unterhalb der Vereinigung von Eiergang und Hals der Begattungstasche. *ep*, Epithel mit Intima; *fa*, Falten desselben; drp_2, Drüsenpolster (entsprechend drp_2 in Fig. 27), *lm*, Längs-, *rm*, Ringmuskulatur. Vergr. 108/1.

Auffallend stark sind die zottigen Falten des Epithels (*fa*), welche besonders von der Ventralseite her in das Lumen hineinragen und dasselbe zum großen Teil erfüllen. Es gibt uns dies einen Begriff von der starken Dehnbarkeit der Scheide, welche ihr Lumen beim Ablegen der Eier ganz bedeutend erweitern muß.

Die Längsmuskulatur der Scheide nimmt an Mächtigkeit nach hinten allmählich ab, und sie ist kurz vor dem Eintritt der Scheide in den Legesäbel, wie Fig. 29 zeigt, zu einem kleinen, kompakten Bündel reduziert, welches auf der Ventralseite des nunmehr ins Centrum verlagerten Lumens liegt. Das Ganze wird umschlossen von einer mächtigen Schicht Ringmuskulatur (Fig. 29 *rm*), in welche noch vereinzelte Längsmuskelfasern (*lm*) eingebettet sind. Die äußeren Lagen der Ringmuskulatur inserieren hier an einer chitinösen Einlagerung auf der Dorsalseite der Vagina (Fig. 29 *cr*), an welcher anderseits der kurze Retractor der Scheide (*rvb*, vgl. S. 173) entspringt. Diese Einlagerung hat die Form einer etwas deformierten Kugel und sieht infolgedessen auch auf Längsschnitten durch die Vagina ganz ähnlich aus, wie auf dem Querschnitt Fig. 29. Sie besitzt bedeutende Wandstärke und ist umgeben von einem flachen Epithel mit kleinen Kernen, an welches die Muskelfasern sich ansetzen.

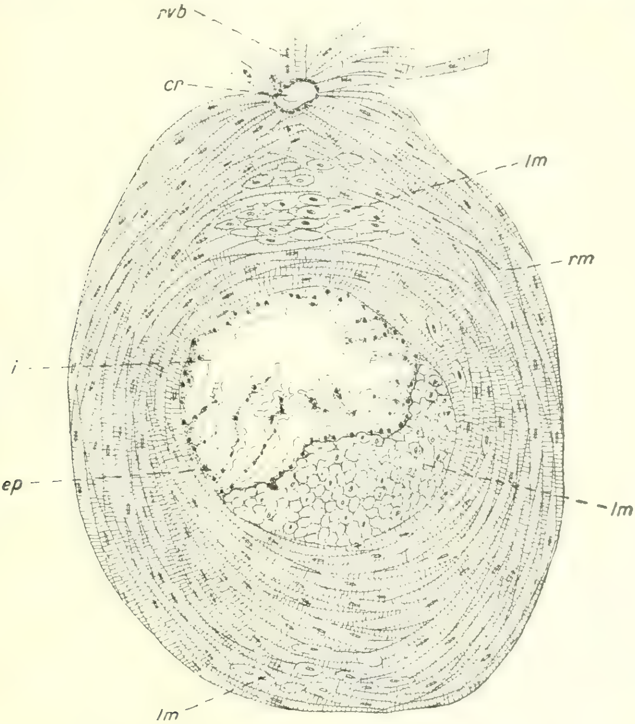


Fig. 29.

Querschnitt durch die Scheide kurz vor ihrem Eintritt in den Legesäbel, mit dem Ansatz des kurzen Scheidenretractors (*rvb*), *cr*, Chitineinlagerung. Bezeichnungen wie in Fig. 28. Vergr. 88/1.

Der hintere Abschnitt der Scheide ist umschlossen von den beiden Legesäbelscheiden, zwischen deren ventralen Kanten, von den Styli bedeckt, die Geschlechtsöffnung liegt (Fig. 2 u. 3 *e*). Auf einem Querschnitt durch den Legesäbel (Fig. 30) erscheint das Epithel der Vagina weniger stark gefaltet, sonst aber genau so ausgebildet, wie im vorderen Abschnitt der Scheide (*ep*). Zellgrenzen sind auch hier nicht zu erkennen. Die Ringmuskulatur fehlt diesem Abschnitt der Scheide, statt dessen findet sich dem Epithel dorsal und ventral aufgelagert je ein Polster sehr feiner Längsmuskelfasern. Verfolgt man diese Muskelbündel auf einer Schnittserie, so ergibt sich, daß das dorsale Bündel allmählich schwindet, d. h. im vorderen Abschnitte des Legesäbels endigt; das ventrale Bündel bildet dagegen die direkte Fortsetzung des in Fig. 29 dargestellten Längsmuskelbündels.

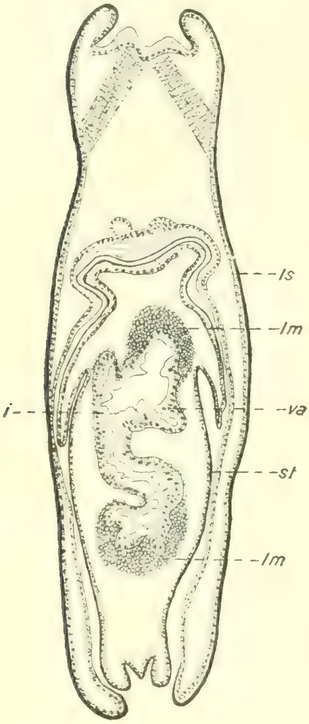


Fig. 30.
Querschnitt durch den mittleren Teil des Legesäbels. *ls*, Säbelscheide; *st*, Styli; *va*, Scheide; *i*, Intima des Scheidenepithels; *lm*, Längsmuskelfasern. Vergr. 56/1.

3. Der Befruchtungsapparat.

a. Der Hals der Begattungstasche und die Begattungstasche

weisen in ihrem Aufbau nur geringe Unterschiede von der Scheide auf. Das Epithel des Halses (Fig. 27 ep_2) ist ebenso flach und stark gefaltet wie das der Vagina, und besitzt eine ziemlich dicke, chitinöse Intima. Dicht hinter der Einmündung des Eierganges in die Scheide zeigt ein Querschnitt durch den Hals (Fig. 27) an seiner dem Eiergange anliegenden Wandung einen in das Lumen vorragenden muskulösen Wulst (*w*). Die Falten des Epithels sind hier wieder sehr stark ausgebildet und schlingen sich, besonders von den beiden Seiten in das Lumen hineinragend, derart ineinander, daß es den Eindruck macht, als wäre der an den Wulst anstoßende Teil des Lumens von dem übrigen getrennt. An der Hand einer vollkommenen Schnittserie kann man sich aber leicht von der Einheitlichkeit des Lumens überzeugen, da dieselbe zeigt, wie die Falten des Epithels nach der Begattungstasche hin immer unbedeutender werden und sich auseinander lösen. Sehr klar zeigte diese Verhältnisse eine Schnittserie durch den Hals der Begattungstasche eines Käfers, dessen Geschlechtsorgane vor der Konservierung mit leichtflüssigem Paraffin von der Scheide aus injiziert worden waren. Es gelang auf diese Weise, das Lumen derart zu erweitern, daß die Einfaltungen des Epithels größtenteils geglättet waren.

Das Epithel der Begattungstasche (Fig. 31 *ep*) ist etwas höher als dasjenige des Halses, die Intima (*i*) dagegen ist sehr fein geworden. Zellgrenzen sind auch hier kaum zu erkennen. Auch sind die Falten des Epithels nicht mehr so bedeutend wie in dem vorangehenden Abschnitte.

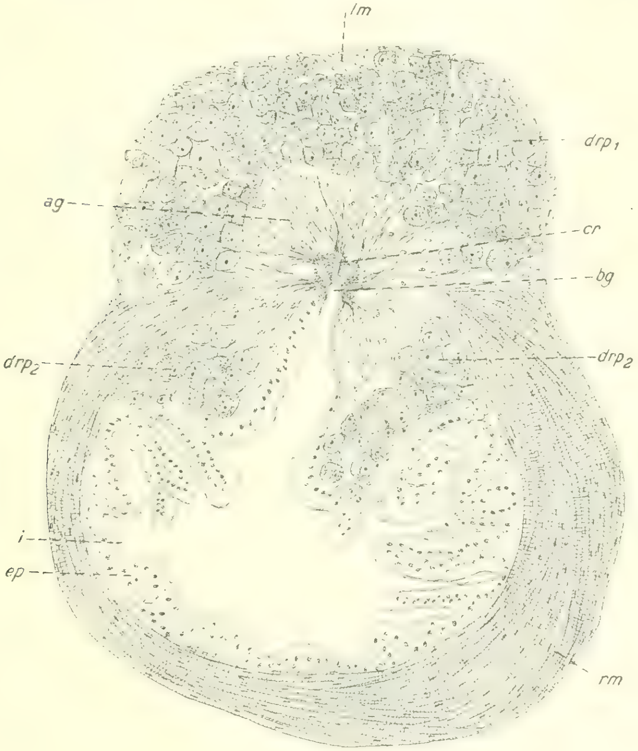


Fig. 31.

Querschnitt durch die Begattungstasche. *ep*, Epithel mit Intima (*i*); *rm*, Ringmuskulatur; *bg*, Befruchtungsgang; *drp*$_1$ und *drp*$_2$, Drüsenpolster; *ag*, Ausführungsgänge der Drüsen; *cr*, Chitinröhrchen; *lm*, Längsmuskelfasern. Vergr. 140/1.

Im Vergleiche zur Vagina ist die Muscularis der Begattungstasche und ihres Halses stark reduziert. Die Längsmuskulatur, welche am Halse der Begattungstasche noch vereinzelt auftritt, fehlt der Begattungstasche, und nur die Ringmuskulatur (*rm*) ist an beiden Organen noch ziemlich kräftig entwickelt.

b. Das Receptaculum seminis oder der Samenbehälter

ist, wie schon im ersten Abschnitte gezeigt wurde, gegen die Begattungstasche durch eine Einkerbung äußerlich abgesetzt. Eine deutliche Abgrenzung finden wir auch bei der Betrachtung der feineren Struktur dieser Organe. Ein Längsschnitt durch die Samentasche (Fig. 32) zeigt, daß das Epithel (*ep*$_1$) der Begattungstasche (*bt*) scharf abgesetzt in das hohe Cylinderepithel des Receptaculums (Fig. 32 *ep*$_2$) übergeht.

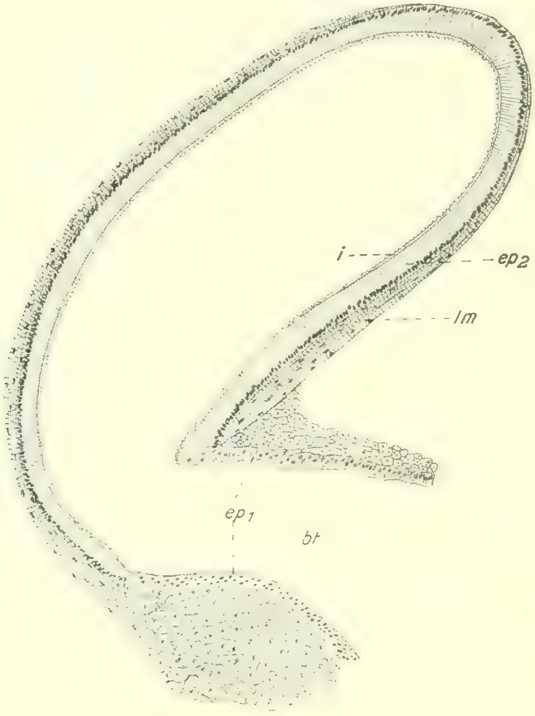


Fig. 32.

Längsschnitt durch das Receptaculum. *ep*, Epithel desselben mit Intima (*i*); *bt*, Begattungstasche. Vergr. 88 : 1

Die Zellen erscheinen bei der Färbung mit Hämatoxylin-Eosin sehr hell, und die Kerne liegen an ihrer Basis. Das Epithel besitzt eine mehr oder weniger stark gewellte chitinöse Intima (*i*) von beträchtlicher Dicke. An dem Receptaculum jüngerer Käfer kann man an der Intima deutlich zwei Schichten unterscheiden. Die innere, das Lumen auskleidende Schicht ist dunkler, braun gefärbt und weist eine grobe Lamellierung auf, während die dem Epithel aufliegende Schicht bedeutend heller erscheint. An Samentaschen, welche diese Verhältnisse noch deutlich aufwiesen, zeigte das Epithel eine Struktur, die darauf hinzudeuten schien, daß die Abscheidung des Chitins noch nicht beendet sei. Es zogen nämlich nach der Intima hin kegelförmig verbreiterte, hyaline Plasmastränge, die sich mit Eosin färbten und dem Chitin der Intima ähnlich sahen.

Im Gegensatze dazu fand ich bei andern Objekten, die von älteren Käfern herrührten, daß die Intima der Samentasche bedeutend kräftiger entwickelt war und sehr starke Falten aufwies, die auf Querschnitten den Eindruck scharfkantiger Zähne machten (Fig. 33). An einer solchen Intima waren die beiden Schichten nicht mehr so scharf zu unterscheiden. Die Epithelzellen aber erschienen geschrumpft, und ihr Plasma hatte sich von der Intima zurückgezogen (Fig. 33). Jedoch war der Zusammenhang mit der Intima dadurch gewahrt, daß von den Zellen stark lichtbrechende Säulen (*s*) zu ihr hin zogen, die den dazwischen liegenden Hohlräumen an Breite ziemlich gleichkamen. Diese Säulen machten ganz den Eindruck des Chitins, wie es in der hellen Intimaschicht vorliegt. Sie sind gegen das Chitin nicht scharf abgesetzt und treten in die Epithelzellen als helle, mit Eosin färbbare Stränge tief hinein. Man kann sich die Säulen derart entstanden denken, daß die Epithelzellen in ihrer Tätigkeit, Chitin zu bilden, schon erschöpft waren, in diesem Zustande aber doch noch Chitin abschieden, aber nicht mehr in dem Maße, daß neue Lamellen zustande kamen. Es fanden also die Chitinablagerungen nicht mehr in der ganzen Breite der Einzelzellen statt, und durch weitere Ausscheidung oder, was wahrscheinlicher ist, durch Umwandlung des Plasmas, bildeten sich die Chitinsäulen, welche schließlich die einzige Verbindung der geschrumpften Zellen mit der Intima bilden (Fig. 33).

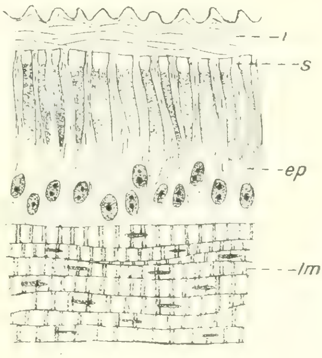


Fig. 33.

Schnitt durch die Wandung des Receptaculums. *s*, Chitinsäulen, die die Zellen mit der Intima verbinden. Sonst wie Fig. 32. Vergr. 364/1.

Die Muskulatur des Receptaculums (Fig. 32) besteht aus nur wenigen Lagen von Längsmuskelfasern, die nach der Spitze desselben flach auslaufen und letztere nicht mehr umschließen. Eine Ringmuskulatur fehlt. Überhaupt ist das Receptaculum infolge seiner starken Intima ein derart fester Behälter, daß eine Kontraktion desselben durch die Muskelfasern nur in sehr geringem Maße möglich ist.

c. Der Befruchtungsgang.

Nach der Steinschen Nomenklatur gehören Scheide und Begattungstasche zu den Begattungsorganen, während das Receptaculum seminis dem Befruchtungsapparat zuzurechnen wäre. Zu diesem Befruchtungsapparate gehört nun der von Stein für die Käfer nachgewiesene Befruchtungsgang, welchen dieser Autor, wie besonders aus seinen Abbildungen hervorgeht, allgemein als einen geschlossenen Kanal, ein Rohr auffaßt, das von der Samentasche zur Einmündung des Eierganges in die Scheide führt und die Aufgabe hat, die Spermatozoen aus dem Receptaculum zurückzuleiten zwecks Befruchtung der austretenden Eier. Da nun die Verhältnisse bei *Dytiscus marginalis* und bei den Dytisciden überhaupt insofern etwas schwieriger liegen, als der Befruchtungsgang hier kein selbständiges, isoliertes Organ darstellt, so ist es zu verstehen, daß Stein auch für die Dytisciden den Befruchtungsgang als geschlossenes Rohr ansah, zumal er diese Verhältnisse am Totalpräparate studieren mußte. Diese Steinschen Befunde sind nun bisher nicht wieder nachgeprüft worden, und so erklärt es sich, daß wir in der neuesten Literatur noch die Steinsche Auffassung vorfinden (Berlese).

Der Befruchtungsgang bleibt bei *Dytiscus* mit der Begattungstasche und ihrem Halse in ständiger Verbindung und nicht nur das, sondern er bildet direkt einen Teil dieser beiden Organe (vgl. Fig. 26, welche den Verlauf des Befruchtungsganges (*bg*) klar erkennen läßt). Ein Querschnitt durch den Hals der Begattungstasche (Fig. 27) zeigt, daß das Epithel desselben auf der Höhe des früher beschriebenen muskulösen Wulstes (*w*) in ein Cylinderepithel mit kleinen Kernen an der Basis der Zellen übergeht. Die Zellen desselben nehmen eine halbkreisförmige Fläche ein, denn sie strahlen radiär aus von einer dem Lumen zugekehrten Rinne, welche das flach auslaufende Ende des Befruchtungsganges (*bg*) darstellt. Nach der Begattungstasche hin vertieft sich nun die Befruchtungsrinne, und gleichzeitig nimmt in demselben Maße der Längsmuskelwulst, welcher die Rinne trägt, an Höhe ab. Auf diese Weise senkt sich die Befruchtungsrinne allmählich tiefer in die Wandung des Halses der Begattungstasche und besonders der Begattungstasche selbst ein, wie ein Querschnitt durch letztere zeigt (Fig. 31). Auf Kosten des muskulösen Wulstes, der in das Lumen des Halses hineinragte, hat sich hier das Drüsenpolster (drp_1) zu bedeutender Mächtigkeit entwickelt, wie ein Vergleich mit dem Drüsenpolster des Halses (Fig. 27 *drp*$_1$) zeigt, und es ist der Begattungstasche nunmehr als Wulst außen aufgelagert. Von der Längsmuskulatur des Wulstes finden sich nur noch einige Reste, welche das Drüsenpaket außen überziehen (Fig. 31 *lm*). Das Lumen der Begattungstasche ist, wie bereits beschrieben, ausgekleidet von einem schwach gefalteten Epithel (Fig. 31). Auf der dem Drüsenpolster zugewandten Seite schneidet nun das Epithel tief ein, und bildet auf diese Weise eine Rinne: es ist dies der Befruchtungsgang (*bg*). Das Epithel ist an der Basis der Rinne stark chitinisiert und wird hier durchsetzt von einigen Bündeln feiner Chitinröhrchen (*cr*), welche die Endigungen der Ausführungsgänge von den Drüsen des Befruchtungsganges darstellen. Von diesen Chitinröhrchen strahlen die Ausführungsgänge aus zu den Drüsen hin. Als tiefe Rille in der Wandung der Begattungstasche zieht der Befruchtungsgang nun zum Receptaculum, wo er, ohne sich wesentlich zu verflachen, sein Ende findet. Aus den beschriebenen Querschnitten geht also hervor, daß der Befruchtungsgang eine besonders differenzierte Stelle der Wandung der Begattungstasche und ihres Halses ist. Er steht mit denselben seiner ganzen Länge nach in offener Kommunikation. Vom Samenbehälter aus betrachtet stellt er sich dar als allmählich flach auslaufende Rinne, welche an der Vereinigungsstelle des Halses der Begattungstasche mit dem Eiergang ihr Ende findet. Ich konnte mich davon überzeugen, daß der Befruchtungsgang bei *Colymbetes* und *Acilius* genau so gebaut ist wie bei *Dytiscus*, daß also auch hier kein geschlossenes Rohr vorliegt.

An dem Drüsenpolster des Befruchtungsganges sind zwei Regionen zu unterscheiden: die Hauptmasse der Drüsenzellen (Fig. 31 *drp*$_1$) liegt hervorgewölbt aus der Begattungstasche als Wulst nach außen, der andre Komplex (*drp*$_2$) liegt zwischen Ringmuskulatur und Epithel der Begattungstasche zu beiden Seiten des Befruchtungsganges. Dieser zweite Drüsenkomplex bildet die Fortsetzung der in der Scheide zu beiden Seiten des Lumens liegenden Drüsenpolster (Fig. 28 *drp*$_2$). Diese gehen direkt von der Scheide auf den Hals der Begattungstasche über, dabei ihre Lagerung zu beiden Seiten des Lumens bewahrend.

Die Drüsenpolster des Befruchtungsganges setzen sich zusammen aus einer großen Menge von Drüsenzellen, welche sehr locker aneinander gelagert sind (Fig. 31 *drp*$_1$ u. *drp*$_2$). Die Polster werden durchzogen von zahlreichen Bindegewebsfibrillen (um das Bild nicht zu verwirren, wurden sie in Fig. 31 nicht dargestellt). Die ausführenden Gänge der Drüsenzellen (*ag*) ziehen, ohne sich miteinander zu vereinigen, zum

Befruchtungsgange hin, das Secret jeder einzelnen Zelle wird also direkt in die Rinne geleitet. Nach seinem Eintritt in die Zelle bildet der Ausführungsgang stets ein oder zwei Schleifen (Fig. 34) und endigt dann in einen komplizierten Apparat (Fig. 34 *app*). Derselbe ist verschieden geformt: birnförmig, walzenförmig oder fast kugelig. Dieser Körper besteht aus einer großen Anzahl feinster ellipsoidischer Tuben, die alle in den centralen Ausführungsgang einmünden. Um ihn herum liegt ein großer, runder, heller Hof, der als Sammelblase (*sb*) anzusehen ist. Das Plasma der Zelle zeigt um die Blase herum eine schwache, radiäre Strahlung. Der Kern der Drüsenzelle (*k*) ist sehr chromatinreich und besitzt einen umfangreichen Nucleolus. Für die Untersuchung der Drüsen erwiesen sich mit Osmiumsäure schwach gefärbte Totalpräparate in Glyzerin sehr günstig. Auf Schnitten war meist die Blase und die chitinöse Endigung des ausführenden Kanales nicht deutlich zu erkennen.

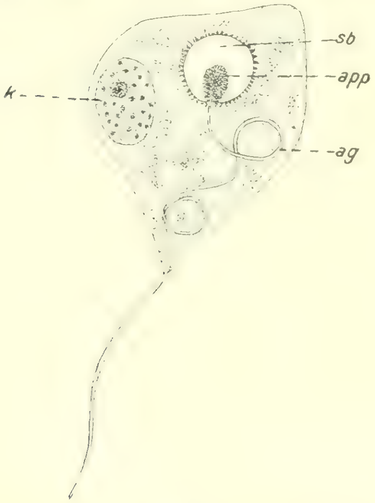


Fig. 34.

Drüsenzelle des Befruchtungsganges stark vergrößert: *k*, Zellkern; *sb*, Sammelblase; *app*, ausführender Apparat; *ag*, Ausführungsgang. Vergr. 612/1.

Ist denn nun der Befruchtungsgang, der kein geschlossenes Rohr darstellt, für die Rückleitung der Spermatozoen bedeutungslos geworden? Diese Frage muß entschieden verneint werden. Die sehr starke Faltung des Epithels der Begattungstasche und ihres Halses würde eine Rückwanderung der Spermatozoen sehr erschweren. Auch würden die Spermatozoen jedenfalls sehr oft ihr Ziel verfehlen, wenn sie einfach im Lumen dieser Organe zurückwandern sollten. Durch den Befruchtungsgang ist aber vor allen Dingen gewährleistet, daß der Samen dicht an die Einmündung des Eierganges und somit auch leicht auf die vorbeigleitenden Eier gelangt. Außerdem begünstigt die glatte Wandung des Kanales und das reichlich abgesonderte Drüsensecret die Rückwanderung der Spermatozoen ganz außerordentlich.

4. Die Drüsen des Scheidenrohres.

Auf die feinere Struktur des Chitinskeletes und der Hypodermis des Legeapparates näher einzugehen, erübrigt sich hier, da diese kaum wesentliche Abweichungen vom Körperskelet überhaupt zeigen dürften, und bei andern Arbeiten über *Dytiscus* mehr Berücksichtigung finden werden. Es sollen daher hier nur kurz die Drüsen des Scheidenrohres behandelt werden.

Bei der Beschreibung des Legeapparates wurde schon erwähnt, daß die Membran des Scheidenrohres in dem Abschnitte, welcher von der Naht der Seitenspangen zu den Genitalklappen zieht (Fig. 3 m_2), infolge eines aufgelagerten Drüsenpolsters schwammig aufgetrieben erscheint. Die Drüsen liegen auf der Innenseite des ausgestülpten Scheidenrohres. Ihre Ausführungsgänge, welche die Membran durchsetzen, münden also in diesem Falle nach außen. In der Ruhelage (Fig. 10*b*) liegen sie auf der den Genitalklappen zugewandten Seite der Membran, münden also in den Raum, welcher den Legesäbel enthält, die Spermatophorentasche. Daraus geht hervor, daß sie nur für die Ruhelage von Bedeutung sein können und ihre Aufgabe ist es jedenfalls, den Legesäbel und besonders die Membran selber einzufetten, damit das Ausstülpen des Säbels erleichtert wird.

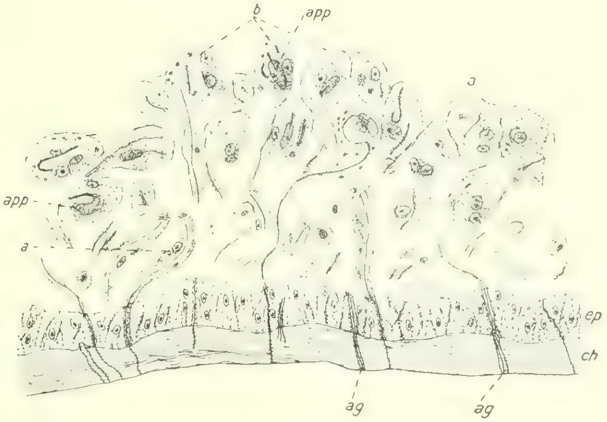


Fig. 35.

Drüsen des Scheidenrohres: *ep*, Hypodermis mit Chitinbelag (*ch*); *a*, schlauchförmige, *b*, kugelige Drüsenzellen; *app*, ausführender Apparat; *ag*, Ausführungsgang. Vergr. 216/1.

Ein Querschnitt durch die Membran und ihr Drüsenpolster (Fig. 35) zeigt uns ein Epithel, dessen Zellgrenzen mit Sicherheit nicht zu erkennen sind. Die Kerne der Zellen sind klein und enthalten einen Nucleolus. Dem Epithel außen aufgelagert ist eine mächtige Chitinschicht (*ch*), welche fein lamelliert erscheint. Sie ist ebenso wie das Epithel durchzogen von den stark chitinösen Ausführungsgängen der

Drüsen. An dem Drüsenpolster kann man zweierlei Drüsenzellen unterscheiden. Die innere Lage des Polsters wird hauptsächlich gebildet von einzelligen schlauchförmigen Drüsen (Fig. 35 *a*). Sie sind keulenförmig und von mäßiger Länge. Der Ausführungsgang zieht sich durch sie hindurch fast bis zu ihrem Ende und ist in seinem hinteren Abschnitte umsäumt von einem hellen Hofe, welcher bei starker Vergrößerung eine sehr schwache Strahlung nach dem Ausführungsgange hin erkennen läßt. Nicht weit von dem hinteren Ende der Drüse liegt der nicht sehr große, chromatinreiche Kern. Das Plasma der Drüsenzelle ist granuliert und in der Nähe des hellen Hofes an dem ausführenden Kanale (*ag*) dichter, so daß die Zelle hier dunkler erscheint.

Die äußere Lage des Drüsenpolsters wird gebildet von Zellen, welche ebenfalls schlauchförmig, jedoch an ihrem Ende kugelartig verbreitert sind. Es handelt sich auch hier um einzellige Drüsen. In ihrem schlauchförmigen Abschnitte, der von dem stark chitinösen Ausführungsgang (*ag*) durchzogen wird, sind sie den oben beschriebenen Drüsen sehr ähnlich, doch fehlt ihnen der helle Hof (Fig. 35 *b*). Der Ausführungsgang bildet in dem kugelförmig verdickten Ende der Drüsenzelle eine oder zwei Schleifen und endet in einen Apparat (*app*), der die Secrete zu sammeln und in den Ausführungsgang zu leiten hat. Derselbe stellt einen länglich ovalen, mitunter schwach gekrümmten Körper dar, welcher eine radiäre Strahlung zu dem Ausführungsgange hin aufweist. Letzterer ist deutlich bis über die Mitte des Apparates zu erkennen. Der Kern der Drüsenzelle liegt gewöhnlich in der Nähe der Endigung des Ausführungsganges und besitzt außer granuliertem Chromatin einen deutlichen Nucleolus. Das Plasma der Drüsenzelle besitzt wabige Struktur, in der Nähe des Kernes weist es jedoch starke Granulierung auf, so daß hier die Zelle bedeutend dunkler erscheint. Das Plasma zeigt außerdem oft Vacuolen wechselnder Größe, die mit einer schmutzig grauen Substanz erfüllt sind, welche jedenfalls als vorgebildetes Secret anzusehen ist. Die Ausführungsgänge der Drüsenzellen sind ziemlich weit, so daß man ihr Lumen gut erkennen kann. Sie münden einzeln oder auch in Bündeln von zwei bis vier nach außen.

B. Der männliche Geschlechtsapparat.

I. Die Orientierung im Körper.

Der hintere Abschnitt der Höhlung des Abdomens wird beim Männchen wie beim Weibchen von dem Copulationsapparat eingenommen, welcher fast bis zum Hinterrande des sechsten Segmentes nach vorn reicht (Fig. 36 *kop.app*). Der Ductus ejaculatorius (Fig. 36 *de*) tritt am Vorderrande etwas rechts seitlich aus dem Copulationsapparat hervor und biegt direkt nach unten um. Er ist bei normaler Lage des Geschlechtsapparates nicht sichtbar. da dem Copulationsapparate dicht vorgelagert die beiden Nebenhoden liegen (Fig. 36 *nh*). Letztere erstrecken sich als einheitlicher Körper quer durchs Abdomen[1]. Seitlich treten aus den Nebenhoden die beiden Vasa efferentia (Fig. 36 *ve*) hervor, welche von den Hoden herkommen. Die Hoden liegen im vorderen Teile der Höhlung des Abdomens und zwar seitlich dicht am Körperrande. Zwischen ihnen treten die Windungen der Anhangsdrüsen hervor (Fig. 36 *ect*). Diese werden erst nach Entfernung der Hoden und Nebenhoden vollständig sichtbar. Sie liegen in der Tiefe des Abdomens in mehrfachen Windungen.

Die Befestigung der Weichteile des Geschlechtsapparates an dem Körperskelet ist hier nicht so weitgehend wie beim weiblichen Apparate. Die Verbindung mit dem chitinösen Copulationsapparate stellt einzig der Ductus ejaculatorius her; verbindende Muskeln fehlen hier ganz. Eine besondere Befestigung der Anhangsdrüsen erscheint auch wegen der kräftigen Entwicklung dieser Organe überflüssig, und es kommen hier nur einige Nerven und Tracheenstränge in Betracht. Die Hoden dagegen, als der empfindlichste Teil des Geschlechtsapparates, sind mit der Körperdecke fest verbunden und zwar durch die Tracheen des vierten und besonders des fünften Abdominalsegmentes. Die büschelförmig vom Stigma des fünften Segmentes ausstrahlenden Tracheen umspinnen den Hoden und dringen mit ihren feinen Verästelungen zwischen die Windungen des Hodenschlauches ein. Auf diese Weise wird eine feste Verbindung des Hodens mit dem Körper des Käfers erzielt.

Ferner sei hier noch der Fettkörper erwähnt, in welchen die Geschlechtsorgane eingebettet sind. Um die Hoden- und Nebenhoden bildet er eine besondere, schützende Hülle, die Peritonealhülle. Als Ligamente des Hodens sind aber noch je zwei vom Fettkörper gebildete

---

[1] Wegen des bedeutenden Umfanges des männlichen Geschlechtsapparates wäre es unzweckmäßig gewesen, die Weichteile des Apparates in der normalen Lage im Körper darzustellen, da ein großer Teil der Organe dann nicht sichtbar ist. Man kann sich aus Fig. 36 die normale Lage leicht konstruieren, wenn man sich den Nebenhoden dem Copulationsapparat dicht vorgelagert denkt. Die Hoden würden in das Abdomen an die Stelle, die sie in Fig. 36 mit ihrem hintereren Abschnitte verdecken, zu liegen kommen, während die mehrfach gewundenen Ectadenien von Hoden und Nebenhoden zum Teil verdeckt am Grunde des Abdomens liegen.

Bänder zu nennen, welche sich seitlich am Hinterende des Hodenknäuels anheften und ähnlich wie die Verbindungsstränge der Ovarien in der Mittellinie des Körpers nach vorn verlaufen, um sich im Thorax mit dem übrigen Fettkörper zu vereinigen.

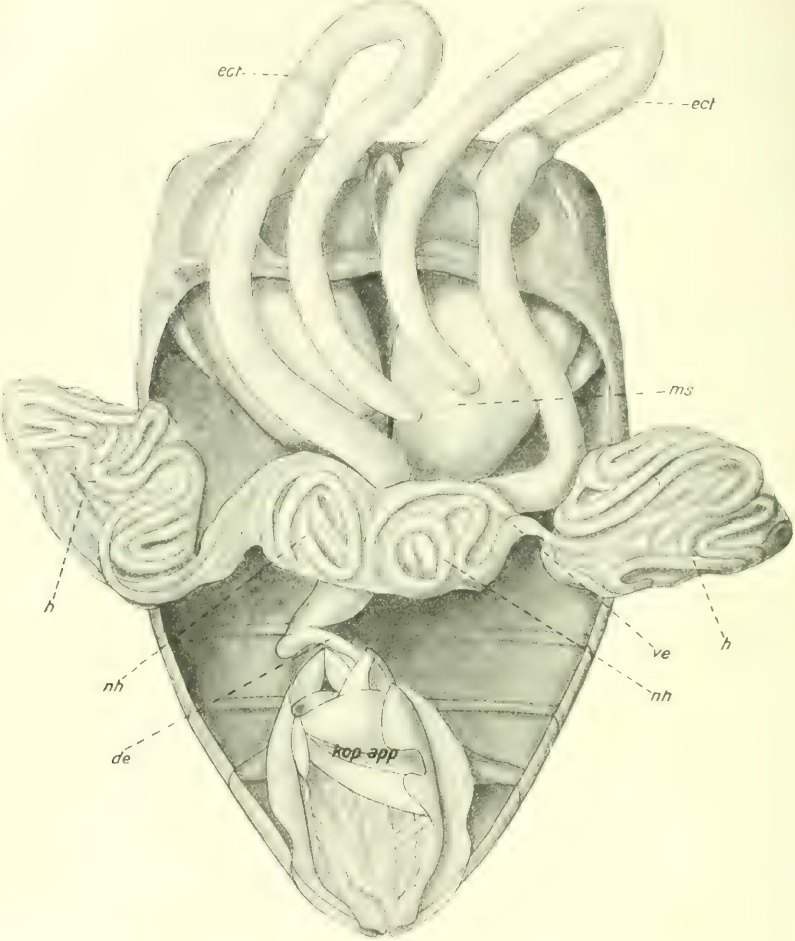


Fig. 36.

Zeigt den gesamten männlichen Geschlechtsapparat: den Copulationsapparat (*kop app*), Nebenhoden (*nh*), Hoden (*h*), und Anhangsdrüsen (*ect*). Weitere Bezeichnungen siehe S. 298. Vergr. 6/1.

II. Morphologie des männlichen Geschlechtsapparates.

Die Insekten weisen hinsichtlich des Baues der männlichen Geschlechtsorgane eine sehr große Mannigfaltigkeit auf, und es läßt sich eine größere Anzahl Typen unterscheiden. Eine Zusammenstellung wurde erst in neuerer Zeit von Berlese gegeben, welcher in einer Reihe schematischer Bilder die verschiedenen Arten recht anschaulich darstellt. Nach dieser Zusammenstellung gehören die Dytisciden zu der Gruppe, welche außerdem die Carabiden, Cicindelliden, Gyriniden, Mordelliden und andre Coleopteren umfaßt, und welche gekennzeichnet sind durch das Fehlen der mesodermalen Anhangsdrüsen (Mesadenien nach Escherich).

Der männliche Geschlechtsapparat von *Dytiscus* gliedert sich in verschiedene, ziemlich scharf getrennte Abschnitte (vgl. Fig. 36):

1) Die keimbereitenden Organe, gebildet von den beiden Hoden (*h*).
2) Der Speicherungsapparat der Geschlechtsprodukte, bestehend aus:
   a. dem zuführenden Vas efferens (*ve*),
   b. dem Nebenhoden oder Epididymis (*nh*),
   c. dem abführenden Vas deferens (*vd*, Fig. 37).
3) Die Anhangsdrüsen oder Ectadenien (*ect*).
4) Der Leitungsapparat gebildet von dem Ductus ejaculatorius (*de*).
5) Der Copulationsapparat und zwar
   a. das Chitinskelet,
   b. die Muskulatur.

Die unter 1. und 2. genannten Organe sind mesodermalen Ursprungs (primäre Geschlechtsorgane nach Escherich), die übrigen (3. u. 4.) dagegen sind auf ectodermale Einstülpung der Körperbedeckung zurückzuführen, wie ihre chitinöse Intima beweist (sekundäre Geschlechtsorgane nach Escherich).

Wie schon erwähnt, werden die primären Geschlechtsorgane umhüllt von der Peritonealhülle, einem lockeren, maschigen Gewebe, welches als besondere Differenzierung des Fettkörpers erscheint. Durch die zahlreichen Tracheenverästelungen ist sie mit den umhüllten Organen ziemlich fest verbunden, so daß es einige Schwierigkeiten bereitet, dieselben frei zu legen.

1. Die Hoden.

Der Hode (Fig. 36 *h*) bildet zur Zeit intensiver Samenerzeugung — Sommer und Herbst — einen ellipsoidischen Körper von etwa 9 mm Länge und 6 mm Breite und Dicke. Er besteht aus einem knäuelförmig aufgewundenen, feinen Schlauch, dessen Windungen durch die Maschen der Peritonealhülle hindurch gut zu erkennen sind. Die

Windungen zeigen insofern eine gewisse Regelmäßigkeit, als stets das blinde Ende und die sich daran anschließende erste Hälfte des Schlauches den ventralen Teil des Hodenknäuels bilden, so daß also das Vas efferens (Fig. 36 *ve*) stets dorsal aus ihm heraus tritt. Es ist dies gut zu erkennen an Hoden, welche noch nicht ganz mit Samenelementen angefüllt sind. Der in Fig. 36 dargestellte Hode ist allerdings schon ziemlich weit in der Entwicklung vorgeschritten, doch läßt er immerhin noch erkennen, daß der gefüllte Abschnitt des Schlauches eine muldenartige Vertiefung bildet, in welche der zweite, leere Abschnitt eingebettet liegt. Da letzterer zusammen gefallen ist, sind seine Windungen durch die Peritonealhülle hindurch nicht zu erkennen, infolgedessen zeigt uns Fig. 36 besonders am rechten Hoden die Schlauchwindungen nur an der Peripherie des Knäuels. Die Länge des Hodenschlauches beträgt 30—40 cm, und nicht nur 8—10 cm, wie SCHÄFER angibt. Genau läßt sie sich nicht bestimmen, da sie davon abhängt, wie stark der Schlauch auch beim Aufrollen gedehnt wird. Das Aufwickeln des Knäuels bereitet nämlich einige Schwierigkeiten, da die Windungen des Schlauches durch die Tracheen sehr fest untereinander verbunden sind.

Der Inhalt des Hodens ist von außen bei Lupenvergrößerung als helle, körnige Masse zu erkennen. Der gefüllte Schlauch weist in seiner zweiten Hälfte gewöhnlich eine gut zu erkennende Achse von gelbgefärbter Substanz auf, die wir später als degenerierende Samenelemente, die als Nährmaterial dienen, kennen lernen werden. Abwärts von dem mit normalen Elementen gefüllten Abschnitt ist oft ein mehrere Centimeter langes Stück des Hodens nur von degenerierten Substanzen erfüllt, kenntlich an der starken Gelbfärbung. Man könnte diesen Pfropf mit dem Corpus luteum der Eiröhre vergleichen, denn er wird von den nachdrängenden Samenelementen allmählich weiter abwärts geschoben, ähnlich wie das Corpus luteum vom reifenden Ei.

Das Aussehen des Winterhodens weicht von dem strotzend angefüllten Sommerhoden wesentlich ab. Am blinden Ende erkennt man alsdann eine etwa 2 cm lange Verdickung, die den normalen Umfang aufweist. Dagegen ist der ganze übrige Teil des Schlauches leer und daher zusammengefallen und unscheinbar geworden. Das ganze Hodenknäuel ist demgemäß auch stark geschrumpft, so daß es sich besonders bei fettreichen Käfern kaum vom Fettkörper abhebt. Das blinde Ende des Hodens ragt dann gewöhnlich um ein winziges Stück aus dem Knäuel hervor. Die Verdickung am Ende des Hodens ist zu vergleichen mit der Endkammer der Eiröhre, denn sie enthält wie diese die Keimzellen.

2. Der Speicherungsapparat.

a. Das Vas efferens

tritt am Hinterende dorsal aus dem Hoden hervor (Fig. 36 *ve*). Es ist ein 4—6 mm langer Schlauch, der den Umfang des Hodenschlauches aufweist und, seiner Füllung entsprechend, im Sommer ebenfalls umfangreicher ist als im Winter. Es ist von der Peritonealhülle umschlossen und geht nach kurzem Verlauf in den Nebenhoden über.

b. Der Nebenhoden oder die Epididymis (Fig. 36 *nh*)

trägt diesen Namen, weil er ebenso wie der Hoden einen zu einem Knäuel zusammengeballten Schlauch darstellt. Er hat die Funktion einer Samenblase zu erfüllen, denn in ihm wird der Same aufgespeichert. Er ist im Gegensatz zu dem Hoden besonders im Herbst und Winter stark gefüllt, da alsdann der Samen aus dem Hoden in ihn übergetreten ist. Seine Länge beträgt ungefähr 15—17 cm, und man kann zwei Abschnitte an ihm erkennen. Der an das Vas efferens sich anschließende Teil ist weniger dick und hat eine Länge von etwa 9 cm. Der zweite Abschnitt weist je nach seiner Füllung einen Durchmesser von 0,8 bis 1,2 mm auf und ist 6 cm lang. Wegen des geringen Raumes, der zur Verfügung steht, liegen die beiden Nebenhoden dicht aneinander getrennt im Abdomen, so daß sie als einheitlicher, walzenförmiger Körper sich quer durchs Abdomen erstrecken (Fig. 36 *nh*). Bei vorsichtiger Präparation gelingt es leicht, die beiden Nebenhoden unversehrt zu trennen.

c. Das Vas deferens (Fig. 37 *vd*)

tritt auf der Ventralseite aus den Nebenhoden heraus und besitzt eine Länge von nur 3—4 mm. Es ist von etwas geringerer Stärke als der letzte Abschnitt des Nebenhodens und mündet von der dorsalen Seite her in die Anhangsdrüsen des männlichen Apparates ein (Fig. 37 *ect*). An seiner Mündung verjüngt es sich plötzlich sehr stark; es ist dies auf starke Kontraktion der Muskulatur zurückzuführen, wodurch der Austritt des Samens verhindert wird.

Es soll noch darauf hingewiesen werden, daß die vorbeschriebenen Abschnitte, Vas efferens, Nebenhoden und Vas deferens auch in ihrer Gesamtheit als Vas deferens, d. h. als die Samenelemente ausführender Schlauch aufgefaßt werden kann. Es läßt sich jedoch nicht bezweifeln, daß ihre Funktion nicht durchweg dieselbe ist, und infolgedessen ist es berechtigt, diese äußerlich schon gesonderten Abschnitte zu unterscheiden und die von AUERBACH für dieselben eingeführten Bezeichnungen zu verwenden.

3. Die Anhangsdrüsen.

Die Anhangsdrüsen oder Ectadenien (nach ESCHERICH), auch Kittdrüsen genannt, (Fig. 36 *ect*) sind zwei blindendigende Schläuche, welche im gefüllten Zustande durchschnittlich $3^1/_2$ cm Länge und 1 mm Durchmesser besitzen. In den Monaten Mai bis Juli sind sie weniger dick, da sie zu dieser Zeit, in welcher keine Copulationen stattfinden, kein Secret enthalten. Ihre blinden Enden sind durch einen feinen Muskelstrang (siehe Fig. 36 *ms*) miteinander verbunden. Man kann an ihnen zwei Abschnitte unterscheiden. Das erste Stück in einer Länge von 9—12 mm ist von milchweißer Farbe und schwach durchscheinend. Der übrige Teil bis zur Vereinigung der beiden Schläuche ist gelbweiß und übertrifft den ersten Abschnitt etwas an Durchmesser. Das Endstück der Drüse ist stets derart gekrümmt, daß es dem zweiten Teile ziemlich parallel verläuft (Fig. 36!). Kurz unterhalb der Krümmungsstelle weist der Drüsenschlauch zwei dicht aufeinander folgende Verdickungen auf.

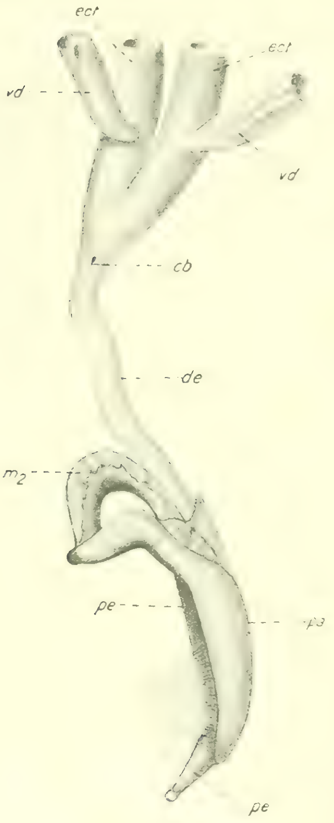


Fig. 37.

Penis (*pe*) und Parameren (*pa*) isoliert mit dem Ductus ejaculatorius und der Mündung der Vasa deferentia (*vd*) in die Anhangsdrüsen (*ect*). Vergr. 7/1.

In die Ectadenien münden nun von der Dorsalseite her die Vasa deferentia ein (Fig. 37). In dem abwärts von dieser Einmündung verlaufenden Abschnitt nähern sich die Drüsenschläuche und verschmelzen allmählich miteinander. Sie bewahren aber ihre getrennten Lumina noch weiter, wie schon äußerlich an der bedeutenden Breite dieses

Abschnittes zu bemerken ist. Dieser Abschnitt, welcher morphologisch den Kittdrüsen zuzurechnen ist, hat also die Aufgabe, sowohl das Drüsensecret als auch die Spermatozoen in den folgenden Teil des Geschlechtsapparates, den Ductus ejaculatorius, zu leiten.

4. Der Ductus ejaculatorius.

Der Ductus ejaculatorius (Fig. 36 u. 37 *de*) ist ein nicht besonders starker, unpaarer Schlauch von etwa 6—7 mm Länge und 0,8 mm Durchmesser. Er beginnt kurz unterhalb der Vereinigungsstelle der beiden Ectadenien. Diese Stelle ist gekennzeichnet durch eine chitinöse Einlagerung, welche die Form eines etwas schiefen Hufeisens hat (Fig. 37 *cb*). Sie wird noch genauer beschrieben werden. Der Ductus ejaculatorius mündet in der von dem chitinösen Penis gebildeten Rinne nach außen. Seine Mündung ist eingefaßt von zwei Chitinspangen (Fig. 41 *csp*), welche mit dem Penis gelenkig verbunden sind und durch je einen sehr feinen Muskelfaden, der sich in der Penisrinne ansetzt, bewegt werden können.

5. Der Copulationsapparat.

a. Die Skeletteile.

Bei der Beschreibung des Legeapparates wurde gezeigt, daß der chitinöse Apparat ein Rohr darstellt, welches als Fortsetzung der Körperbedeckung den hinteren Abschluß des Abdomens bildet. Wir werden sehen, daß beim männlichen Käfer die Verhältnisse ganz ähnlich liegen. Da die männlichen Copulationsorgane jedoch weit komplizierter gebaut sind, soll zur Erleichterung des Verständnisses zunächst an der Hand zweier schematischer Sagittalschnitte durch das Abdomen die Lage der Chitinteile und Membranen, die den chitinösen Apparat aufbauen, erläutert werden.

Das erste Schema (Fig. 38*a*) ist so gedacht, daß die verbindenden Membranen teilweise sehr stark verlängert angedeutet und derart weit aus dem Abdomen hervor gezogen wurden, daß sämtliche Einfaltungen sich glätteten. In Wirklichkeit ist es also nicht möglich, die Organe so weit aus dem Körper hervorzuziehen. Fig. 38*a* läßt erkennen, daß auch der männliche Apparat ein membranöses Rohr ist, in welches verschiedene Chitinplatten und -bogen eingelagert sind. Es soll als Genitalrohr bezeichnet werden. Die chitinöse Membran des Rohres setzt sich dorsal am Hinterrande des neunten Tergits an (Fig. 38*a* u. *b 9t*). In sie eingelagert sind zunächst zwei kleinere Chitinplatten, die Analplatten (*ap*), ferner ein dünner Chitinstab, die Gräte (*gr*) (vgl.

weiter unten S. 243). Die Membran endet dorsal an den Parameren (*pa*) und am Penis (*pe*).

Auf der Ventralseite ist die Membran des Genitalrohres weit umfangreicher ausgebildet, da sie hier im eingezogenen Zustande sich verschiedentlich einschlägt. Sie beginnt am Hinterende des achten Sternits (8*s*) und umschließt zunächst die Genitalklappen mit ihrem Bogen (*gk* u. *ub*). Vom hinteren Rande der Genitalklappen zieht sie zu einem oberen Bogen (*ob*), welcher mit den Analplatten auf der dorsalen Seite des Rohres endigt und somit das Genitalrohr ringförmig umschließt. Vom oberen Bogen zieht die Membran weiter zur Ventralseite von Penis und Parameren. In diesem ihrem letzten Abschnitte ist noch eine längliche Chitinplatte (*vp*) eingelagert.

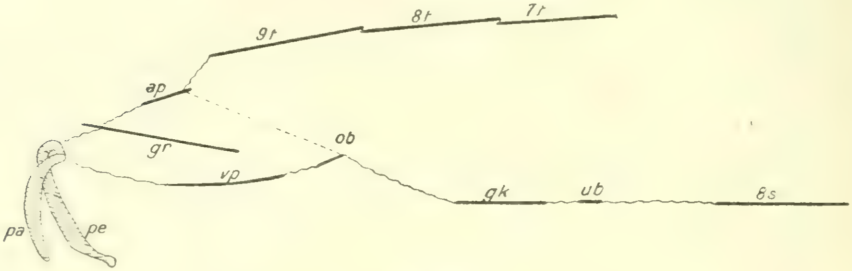


Fig. 38*a*.

Schema: Der Copulationsapparat völlig auseinandergezogen, um seinen Zusammenhang mit dem Abdomen zu zeigen. Die Membranen sind durch Wellenlinien angegeben, die punktierte Linie gibt die Richtung des oberen Bogens und damit den vorderen Abschluß des Präputiums an.

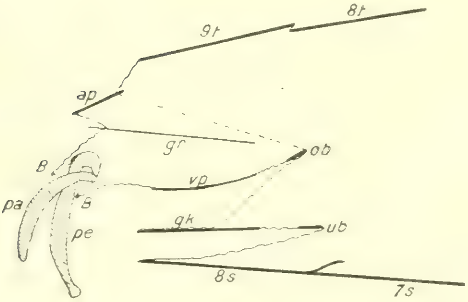


Fig. 38*b*.

Der Apparat in Copulationsstellung, sonst wie Fig. 38a.

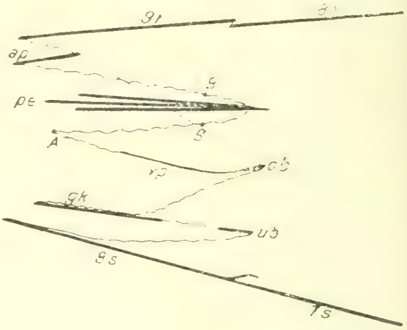


Fig. 39.

Der Apparat in der Ruhelage, sonst wie Fig. 38*a*. Erklärung der Abkürzungen siehe S. 298.

Das zweite Schema (Fig. 38*b*) stellt den Copulationsapparat in der Lage dar, die er bei der Begattung einnimmt. Die verschiedenen Einfaltungen der Membranen sind hier also in natürlicher Lage zu erkennen. Es ist zunächst die Membran, welche vom oberen Bogen zu den Genitalklappen zieht, nach hinten eingeschlagen, ebenso die Membran, die die Genitalklappen mit dem Hinterrande des achten Sternits verbindet.

Ich komme nunmehr zur Beschreibung des männlichen Copulationsapparates und beginne mit dem letzten Abschnitt des Genitalrohres, den Parameren und dem Penis.

Die Parameren (Fig. 37 u. 42 *pa*) sind zwei schwach gekrümmte Chitinplatten, die rinnenförmig ausgehöhlt sind. In der Mitte am breitesten, laufen sie nach hinten spitz zu. Nach vorn verjüngen sie sich ebenfalls, nehmen jedoch am Vorderende wieder an Breite zu. Der vordere Teil ist zu dem übrigen Abschnitte nahezu rechtwinklig gebogen. Die hintere Hälfte der Ventralkanten der Parameren trägt eine Fahne aus langen, steifen Haaren (Fig. 37). Mit dem Penis sind die Parameren an ihrem Vorderende durch einen kleinen Höcker (Fig. 46 *gh*) gelenkig verbunden. In der Ruhe legen sie sich wie zwei Klappen um den Penis herum, so daß nur sein Vorder- und Hinterende daraus hervorsieht (Fig. 37).

Der Penis bildet im wesentlichen eine nach hinten flach auslaufende starke Chitinrinne, die in einen kleinen Knopf endigt (Fig. 37 u. 40).

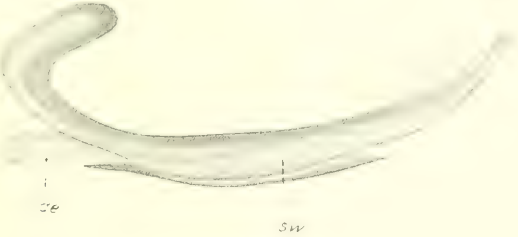


Fig. 40.

Der Penis vollkommen isoliert in seitlicher Ansicht, *sw*, membranöse Seitenwand. Vergr. 8/1.

Nahe seinem Hinterende trägt er auf der Unterseite eine zweireihige Haarfahne. In seinem mittleren Teile ist der Penis gleichmäßig schwach gekrümmt, kurz vor dem Hinterende ist die Krümmung jedoch etwas stärker. Der vorderste Teil des Penis, der mit den Parameren gelenkig verbunden ist, ist so stark hakenartig nach hinten umgebogen, daß er mit dem mittleren Abschnitte einen spitzen Winkel bildet (Fig. 40). Fast zum Rohr geschlossen ist die Penisrinne an der Ausmündungsstelle des Ductus ejaculatorius. Letzterer verläuft auf der dorsalen Seite des Penis und mündet nahe seiner Mitte nach außen. Die Wandung der Penisrinne wird hier beiderseits von einer stark chitinösen

Membran gebildet (Fig. 40 *sw*), welche dem Kiele seitlich ansitzt und nach hinten allmählich an Breite abnimmt. Diese Wände des Penis können seitlich herabgeklappt werden, was in der Tat in einem gewissen Stadium der Begattung geschieht, wie die Untersuchungen von Blunck ergeben haben.

Die Geschlechtsöffnung ist bedeckt von einem komplizierten Apparate. Da derselbe hauptsächlich von der Membran des Genitalrohres gebildet wird, so ist es zweckmäßig, zuerst die Membranen, die an den Parameren und an dem Penis ansetzen, zu beschreiben. Zur Erleichterung des Verständnisses möchte ich für den membranösen Teil des Genitalrohres, welcher mit dem später zu beschreibenden oberen Bogen abschließt, den auch in der Literatur (Burmeister) in diesem Sinne gebrauchten Ausdruck »Praeputium« anwenden.

Dorsal spannt sich der letzte Abschnitt des Präputiums zwischen den oberen Kanten der Parameren aus (Fig. 42 m_1). Da diese Membran an den hinteren Ecken der Parameren, immer an den Kanten inserierend, auf die Ventralkanten derselben übergeht, so bildet das Präputium zwischen den Parameren einen blindgeschlossenen Beutel, der nach vorn mit der Leibeshöhle offen kommuniziert. Die hintere Begrenzungslinie dieses Beutels bildet, wie Fig. 42 zeigt, keine gerade Linie, sondern die Membran ist in der Mitte eingezogen, so daß der Beutel zweispitzig wird. Der Abschnitt des Präputiums, der sich zwischen den ventralen Kanten der Parameren ausspannt, ist äußerst dick und gallertig, da ihm im Innern des Beutels zwei keilförmige Drüsenpakete aufliegen. Diese Drüsen münden nach außen auf den unterhalb der Membran gelagerten Penis aus.

Von den Ventralkanten der Parameren springt das Präputium nun auf den Penis über und bildet hier die, von hinten gesehen, trichterförmige Geschlechtsöffnung, indem sie den Ductus ejaculatorius umfaßt. In Wirklichkeit handelt es sich hier um eine Aussackung des Präputiums. Dieselbe besteht hauptsächlich aus einem nach hinten zugespitzten Beutel (Fig. 41 *b*), der dorsal von einem in die Membran gelagerten Chitinstachel (cs_1) gestützt wird. Mit seinem ventralen Vorderrande ist dieser Beutel am Penis befestigt, und zwar setzt sich die Membran seitlich an den nach innen umgeschlagenen Wänden der Penisrinne an und bildet hier beiderseits eine weitere Aussackung, die wieder durch zwei seitliche, dornförmige Chitineinlagerungen gestützt sind (Fig. 41 cs_2). Dieselben sind in der Ruhelage nicht sichtbar (Fig. 40), da sie in der Penisrinne verborgen liegen. Von den Seitenwänden des Penis springt die Membran in die Penisrinne über und heftet sich hier an, die Mündung des Ductus ejucalatorius fest umschließend. Von dieser ringförmigen Ansatzstelle gehen wieder zahlreiche Chitinstrahlen in die Membran über. Dicht vor diesem Punkte wird der Ductus von den schon früher erwähnten lyraförmig gebogenen Chitinspangen (Fig. 41 *csp*) umschlossen, welche zwei kurzen Vorsprüngen der Penisrinne gelenkig ansitzen. An diesen Spangen setzt sich auch die Membran des die Rinnen bedeckenden Apparates an.

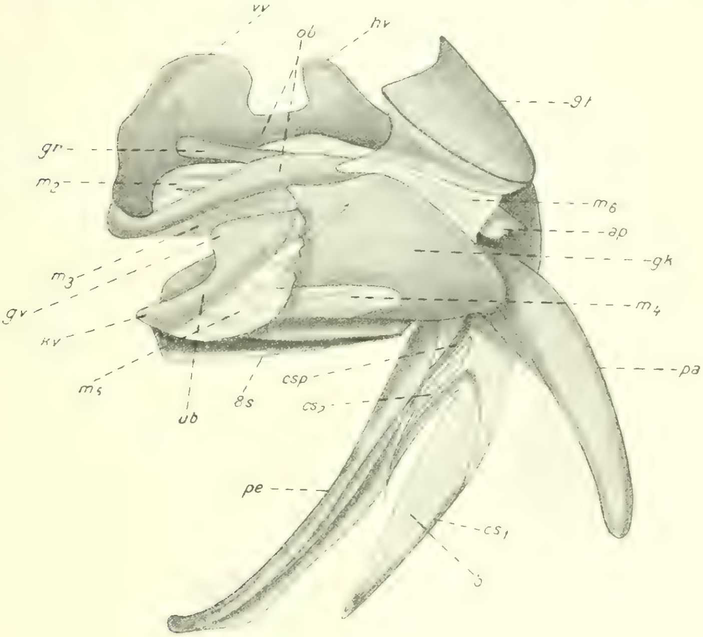


Fig. 41.

Seitliche Ansicht der Chitinteile des Copulationsapparates bei vorgestrecktem Penis (*pe*). Der den Penis bedeckende Apparat in gespreizter Stellung. Die Seitenwand des Penis ist wegpräpariert, um die Stacheln (*cs*) und Spangen (*csp*) des Penisdeckapparates zu zeigen. Das achte Sternit und das neunte Tergit teilweise mit eingezeichnet. Erklärung der Abkürzungen siehe S. 298. Vergr. 8:1.

Letzterer ist also infolge seiner umfangreichen Insertion an den Wänden und dem Kiele des Penis als Teil dieses Organes aufzufassen, zumal er auch bei dem Copulationsakt eine sehr wesentliche Rolle hinsichtlich der Übertragung der Spermatophoren spielt.

Von den Spangen in der Penisrinne zieht das Präputium weiter nach vorn, inseriert an den dorsalen Kanten des Penis (Fig. 37 m_2) und springt dann wieder auf die Ventralkanten der Parameren über. Dieser Abschnitt des Präputiums enthält wieder ein großes Drüsenpolster. Die Drüsen münden in den Raum, der von den Parameren und der starken Krümmung des Penis umschlossen wird (Fig. 37). Daher stammt auch das gelbe, flockige Secret, welches sich zu jeder

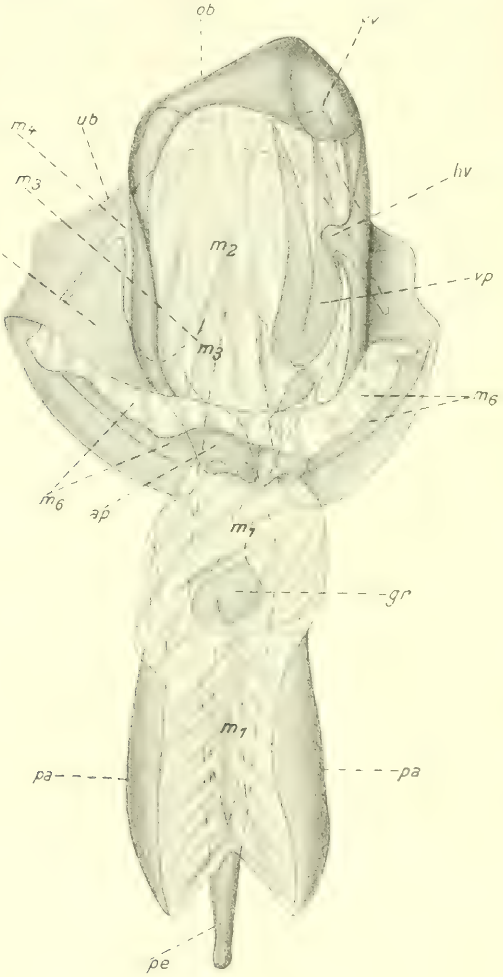


Fig. 42.

Die Chitinteile und Membranen (m_1—m_6) des Copulationsapparates von der Dorsalseite gesehen. Penis (*pe*) und Parameren (*pa*) stark hervorgezogen. Die verdeckt liegenden Teile der Gräte (*gr*) des unteren Bogens (*ub*) und der Analplatten (*ap*) durch punktierte Linien begrenzt. Abkürzungen siehe S. 298. Vergr. 8/1.

Zeit in diesem Raume vorfindet. Infolge dieses eigenartigen Verlaufes des ventralen Abschnittes des Präputiums gewinnt man den Eindruck, als ob der Penis durch eine Öffnung dieser Membran hervorgeschoben würde.

In seiner Fortsetzung nach vorn zieht das Präputium dorsal von den Parameren zu den Analplatten (Fig. 42 *ap*), und zwar zieht es unter ihnen durch, nur an den seitlichen Kanten der Platten inserierend. So bleibt zwischen Analplatten und dieser Membran eine Öffnung für die Mündung des Enddarmes. Zwischen den Parameren und den Analplatten ist ein dünner Chitinstab aufgehängt, die Gräte (Fig. 42 *gr*), deren beide Enden verbreitert sind. Sie durchsticht sozusagen die Membran, so daß ihr hinterer Teil, der am meisten verbreitert ist und eine Einkerbung aufweist (Fig. 42), dem Präputium dorsal aufliegt, während der ganze übrige Teil frei in das Genitalrohr hineinragt (Fig. 38*b gr*).

Auf der Ventralseite zieht das Präputium von den Parameren zu dem oberen Bogen (Fig. 41 u. 42 *ob*), einem ziemlich umfangreichen bogenförmigen Chitinstück, welches den Seitenspangen des Weibchens entspricht. Derselbe ist stark asymmetrisch gebaut. Während sein linker Schenkel gleichmäßig stark ist, verbreitert sich der rechte ganz bedeutend. Er trägt einen ziemlich umfangreichen vorderen (*vv*) und einen kleinen hinteren Vorsprung (*hv*). Dieselben sind schwach nach innen umgebogen. Die Hinterenden der beiden Schenkel des Bogens sind zu den Analplatten (*ap*) verbreitert. Diese Platten sind etwas größer als die Analplatten des Weibchens und tragen an ihrem Vorderrande einen kurzen, schräg nach vorn gerichteten Stachel. Über die Form des oberen Bogens ist noch zu sagen, daß die Analplatten am weitesten dorsal liegen, und daß die Schenkel des Bogens sich nach vorn tiefer in den Körper hineinsenken (Fig. 41). Infolgedessen bildet das Präputium, welches sich ventral an den Rändern des Bogens ansetzt, eine muldenförmige Vertiefung (Fig. 41 m_2). Rechtsseitig in dieser Mulde liegt die Ventralplatte des Präputiums (Fig. 42 *vp*), eine Chitinplatte, die an ihrem Hinterende abgerundet ist, nach vorn aber in zwei Spitzen ausläuft. Mit den Vorderenden stößt sie fast an den oberen Bogen, wo derselbe sich zum vorderen Vorsprunge verbreitert. Nach hinten zieht sie bis zu der starken hinteren Krümmung des Bogens. Diese Chitinplatte ist aus zwei gleichen Teilen durch Verwachsung gebildet. Jedenfalls konnte ich bei einem Käfer konstatieren, daß sich die Spaltung in die beiden vorderen Spitzen soweit ausdehnte, daß die Platte nur noch am Hinterrande zusammenhing. Auf dieser Platte ruht der Penis mit den Parameren im eingezogenen Zustande, und sie stellt eine glatte Fläche dar, auf der diese Organe beim Ausstülpen bequem nach hinten gleiten.

Die Insertion des Präputiums am oberen Bogen umfaßt nicht dessen

Ventralkanten bis an die Analplatten heran, sondern sie endet kurz vor denselben. Auf diese Weise wird für den Penis unterhalb der Analplatten eine Öffnung geschaffen, durch welche er zwecks Begattung hervorgeschoben werden kann. Bei eingezogenem Penis schlägt sich daher das Präputium an der Verbindungslinie der beiden Grenzpunkte der Insertion nach innen um (Fig. 39 *A*). Bei eingezogenem Penis wird also der ganze hintere Teil des Präputiums nach innen eingestülpt, so daß auf diese Weise Penis und Parameren von demselben eingehüllt sind, und nur ihr vorderer Teil und ihre hinteren Spitzen daraus hervorragen (Fig. 39). Auch wird der ausgestülpte Penis nicht soweit aus dem Hautrohre hervorgeschoben, daß dieses ganz ausgezogen wird. Vielmehr überzieht der hintere Abschnitt des Präputiums Penis und Parameren ein kurzes Stück nach hinten, und dann erst schlägt sich die Membran nach vorn um (Fig. 38*b B*). Auf diese Weise ist bei vorgestrecktem Penis und Parameren ein kleiner, vorderer Teil derselben doppelt eingehüllt. Erst wenn man sämtliche Muskeln des Copulationsapparates wegpräpariert, kann man das Präputium vollständig ausziehen. PEYTOUREAU hat den Zusammenhang der einzelnen Membranen an dieser Stelle nicht richtig erfaßt, wie aus seiner letzten Abbildung hervorgeht. Er zeichnet hier vor den Analplatten eine Öffnung in die muldenförmige Membran des Präputiums (vgl. Fig. 41), durch welche der Penis vorgeschoben werden soll. Eine weitere Unrichtigkeit zeigt seine Abbildung in bezug auf die Analplatten, welche zur unpaaren Platte verschmolzen dargestellt sind.

Da das Präputium dorsal an den Analplatten, ventral am oberen Bogen ansetzt, diese Chitinteile aber einen fast einheitlichen Ring darstellen (Fig. 41 u. 42), so geht das Präputium hier, ringförmig vom oberen Bogen umfaßt, in die Höhlung des Abdomens über. Von der Unterseite des oberen Bogens schlägt sich nun die chitinöse Membran des Genitalrohres nach hinten wieder um und inseriert an den medianen Trennungskanten der Genitalklappen (Fig. 42 m_3).

Die Genitalklappen (Fig. 41 u. 42 *gk*) sind in ihrem Bau von denen des Weibchens verschieden. Sie sind nämlich nur in ihrem hinteren Abschnitte zweiteilig, während sie vorn durch einen Chitinbogen und eine zwischen ihm sich ausspannende Membran zu einem Ganzen geschlossen sind. (Man vergleiche Fig. 44: Die Genitalklappen (*gk*) sind auf der rechten Seite der Figur dargestellt, während auf der linken Seite ihre Grenze durch eine punktierte Linie angegeben ist.) Infolgedessen kann man beim Männchen an den Genitalklappen vier Teile unterscheiden: den Bogen, die beiden hinteren Platten und die zwischen ihnen sich ausspannende Membran (Fig. 41, 42 u. 44 m_4). Der Bogen, den ich zum Unterschiede vom oberen Bogen den unteren Bogen nenne (*ub*), trägt zwei paar Fortsätze, nämlich beiderseits einen kleinen vorderen und einen großen hinteren (Fig. 41 *kv* u. *gv*). Dieselben sind jedoch weit weniger umfangreich als die Vorsprünge der weiblichen Genitalklappen (vgl. Fig. 3). Die Platten der Genitalklappen sind am hinteren Rande abgerundet und laufen nach vorn in je zwei Spitzen aus. Mit dem unteren Bogen sind sie beweglich verbunden. Ihr Hinterrand ist wie beim Weibchen etwas dorsal umgeschlagen (Fig. 42 u. 43).

Von der hinteren Kante des oberen Bogens auf der Ventralseite der Genitalklappen zieht die Membran des Genitalrohres (Fig. 41 m_5) schließlich wieder nach hinten und heftet sich am umgeschlagenen Hinterrande des achten Sternits an (Fig. 41 8*s*). Sie bildet so auf der Ventralseite des Copulationsapparates den Abschluß des Abdomens. Dorsal wird dieser Abschluß erzielt durch die Membran, welche am Hinterrande des neunten Tergites ansetzt und zunächst dorsal auf den Analplatten und zwar an deren vorderen Rande inseriert (Fig. 42 m_6) und von da hinabzieht zum umgeschlagenen Hinterrande der Genitalklappen.

Zum Schluß ist noch zu erwähnen, daß die Genitalklappen des Männchens von denen des Weibchens in der Funktion verschieden sind. Sie werden beim Vorstrecken des Penis nur in geringem Maße aus dem Abdomen hervorgeschoben und schwach gespreizt (Fig. 47). Sie spielen also beim Aufbau des Genitalrohres nicht eine so wesentliche Rolle wie beim Weibchen, zumal sie auch nicht in die seitliche Stellung gebracht werden können, die für die Genitalklappen des Weibchens charakteristisch ist. Ferner ist über den Penis noch zu erwähnen, daß er in der Ruhelage seitlich, also asymmetrisch zu liegen kommt. Er wird nämlich beim Einziehen um 90 Grad gedreht, und zwar derart, daß das rechte Paramer auf die Ventralseite gelangt (vgl. Fig. 39 u. 46). Diese infolge der gekrümmten Form des Penis notwendige Drehung hat auch die Asymmetrie des oberen Bogens bedingt, da an seinem rechten Schenkel Vorsprünge geschaffen werden mußten, die den Drehmuskeln des Penis als Ansatzstellen dienen konnten.

Bezüglich der Literaturangaben über den männlichen Geschlechtsapparat gilt dasselbe, was schon für den Legeapparat gesagt wurde. Neben Burmeister, Verhoeff und Peytoureau gibt auch Berlese zwei Abbildungen des männlichen Apparates von *Dytiscus*. Er sucht die einzelnen Teile folgendermaßen zu deuten: die letzte äußerlich sichtbare Rückenplatte ist das neunte Tergit, die letzte sichtbare Ventralplatte das achte Sternit. Die Analplatten mit dem oberen Bogen stellen das zehnte Tergit, die Genitalklappen das neunte Sternit dar, während Penis und Parameren als das stark modifizierte zehnte Sternit anzusehen sind. Die Bezeichnungen für die einzelnen Skeletteile wurden zum Teil von Burmeister und Verhoeff übernommen, und nur, wo es wegen des Vergleiches mit dem weiblichen Apparate zweckmäßig erschien, neue eingeführt.

b. Die Muskulatur.

Dem komplizierteren Bau der Chitinteile des männlichen Copulationsapparates entsprechend ist auch die Anzahl der ihn betätigenden

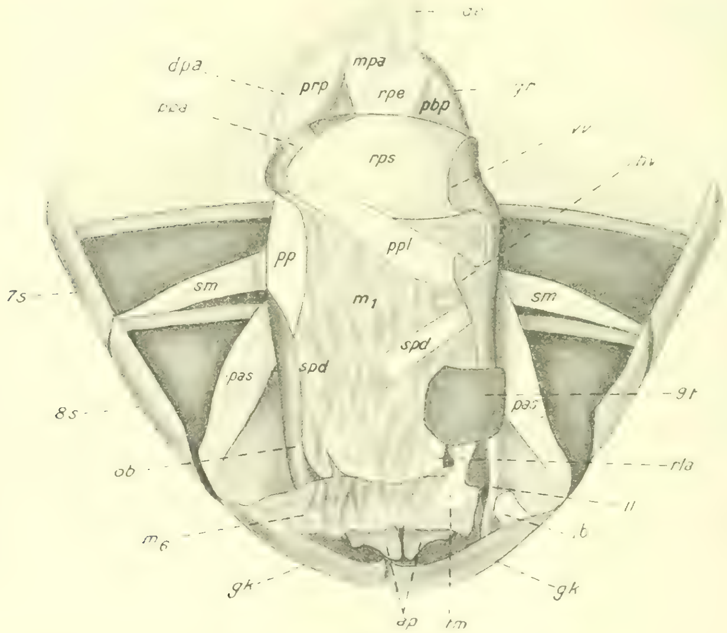


Fig. 43.

Der Copulationsapparat mit seiner Muskulatur in der Ruhelage von der Dorsalseite gesehen. Erklärung der Muskelabkürzungen siehe S. 299. Vergr. 8/1.

Muskeln eine größere als beim weiblichen Käfer. Hinsichtlich ihres Ursprunges kann man die Muskeln in gewisse Gruppen einteilen:

1) die Muskeln, die am neunten Tergit entspringen.

Einige der beim Weibchen beschriebenen Muskeln treten in derselben Ausbildung beim Männchen auf und zwar (siehe Fig. 43):

der lange Heber (*ll*) und der kurze Heber (*lb*) der Genitalklappen, ferner die drei Muskelpaare, die von dem Vorderrande des neunten Tergites zur Cloake ziehen, nämlich die drei Paar Retractoren der Analplatten (*rla*) und der Spanner der Cloakhaut (*tm*). Diese Muskeln inserieren an Skeletteilen, den Analplatten und dem neunten Tergit, welche von dem geschlechtlichen Dimorphismus kaum berührt werden, und daher gleichen sie hinsichtlich ihrer Ausbildung, ihres Verlaufes und ihrer Funktion vollständig denen des Weibchens, so daß ich hier nicht noch einmal näher darauf einzugehen brauche.

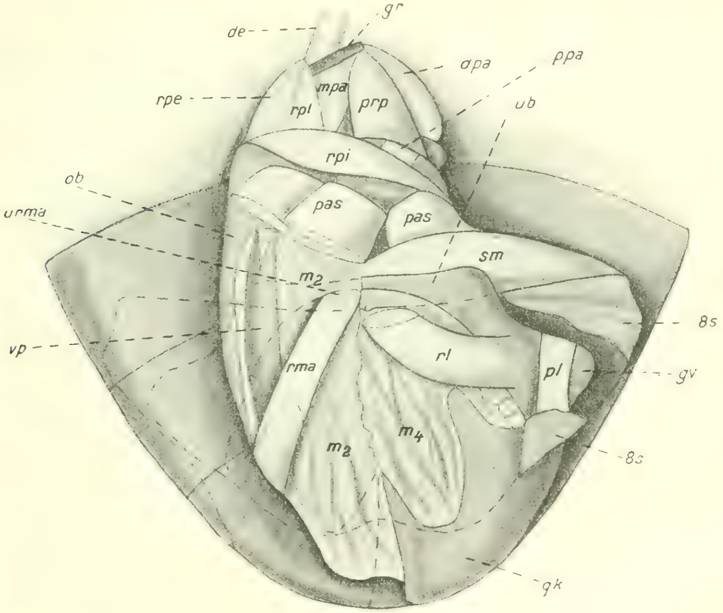


Fig. 44.

Die Muskulatur des Copulationsapparates von der Ventralseite gesehen. Die (in der Figur) linke Genitalklappe wegpräpariert, die Umrisse des achten Sternites (8*s*) punktiert angedeutet. Vergr. 8/1.

Dem Retractor der Seitenspangen des Weibchens entspricht hier der kleine Retractor des oberen Bogens (M. retractor parvus arcus superioris, Fig. 45 *rpa*), ein sehr flacher Muskel, welcher nahe dem Vorderrande des neunten Tergits entspringt und zum oberen Bogen zieht. Er ist von untergeordneter Bedeutung. Noch zu erwähnen ist, daß die zwei Paar seitlichen Suspensoren der Genitalklappen (M. suspensor anterior und M. posterior laminarum genitalium) des Weibchens (vgl. Fig. 5 *sa* u. *sp*) auch beim Männchen vorhanden sind und zwar in derselben Ausbildung, so daß sich erübrigt, nochmals darauf einzugehen.

2) Die Muskeln, die am achten Sternit entspringen.

Die drei Muskelpaare, welche die Genitalklappen mit dem letzten Sternit verbinden, stimmen ziemlich mit den Muskeln des Weibchens überein.

Der Suspensor der Genitalklappen (M. suspensor magnus laminarum genitalium, Fig. 43. 44. 47 *sm*) entspringt seitlich an der Gelenkverbindung des achten Sternits mit dem vorhergehenden siebenten (Fig. 47) und inseriert am Vorderrande des unteren Bogens und an seinem vorderen Vorsprung (Fig. 44). Er ist ziemlich kräftig entwickelt.

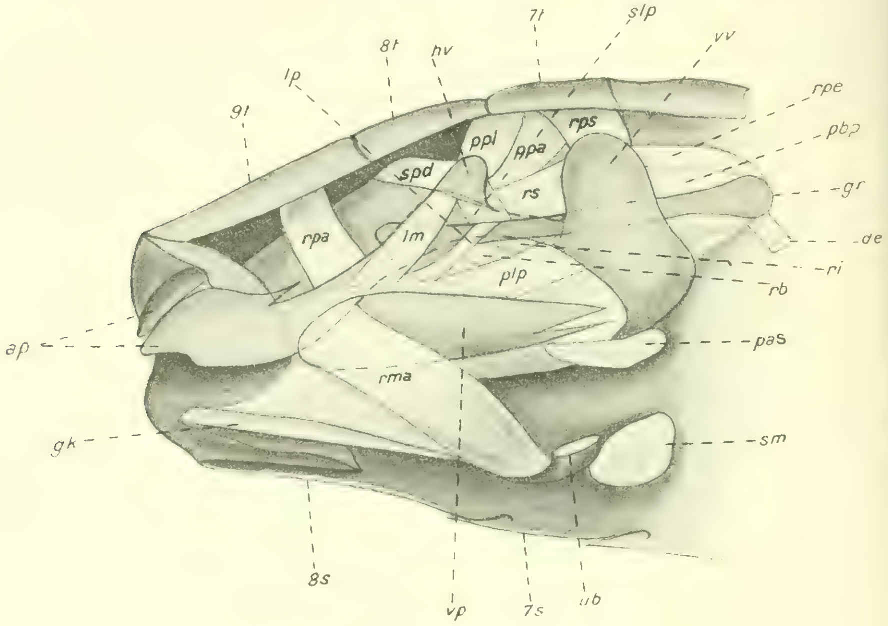


Fig. 45.

Die Muskulatur des Copulationsapparates von der rechten Seite gesehen. Oberer Bogen (*ob*) und Gräte (*gr*) stellenweise punktiert angedeutet. Figur zeigt den größten Teil der Muskeln, die an der Gräte inserieren. Vergr. 10/1.

Der Protractor der Genitalklappen (M. protractor laminarum genitalium, Fig. 44 *pl*) entspringt seitlich am Rande des achten Sternits und zieht nach vorn zum hinteren Vorsprung (*gv*) des unteren Bogens, an dessen Vorderrande er endigt. Seine Fasern verlaufen parallel.

Der Retractor und Schließer der Genitalklappen (M.

retractor laminarum genitalium, Fig. 44 *rl*) entspringt an der Gelenkverbindung des achten Sternits mit dem siebenten, an der Mittellinie des Körpers. Er zieht nach außen und inseriert an dem unteren Bogen und zwar hauptsächlich an seiner Innenkante. Er ist schwächer entwickelt als beim Weibchen, entsprechend den nur geringen Lageverschiebungen der Genitalklappen des Männchens.

3) Die Muskeln, die von den Genitalklappen zum oberen Bogen ziehen.

Die jetzt zu beschreibenden Muskeln entsprechen ganz ähnlichen des Weibchens, doch muß wegen der abweichenden Form der Chitinstücke, an denen sie inserieren, näher darauf eingegangen werden.

Die Lage des oberen Bogens den Genitalklappen gegenüber regeln zwei Muskelpaare. Hierher gehört zunächst der Protractor des oberen Bogens (M. protractor arcus susperioris, Fig. 43 u. 47 *pas*). Dem Protractor des Scheidenrohres entsprechend ist er der kräftigste Muskel des männlichen Copulationsapparates. Er entspringt auf der dorsalen Seite des hinteren Vorsprunges des unteren Bogens, doch erstrecken sich seine Fasern auch auf die Platten der Genitalklappen. Er zieht schräg nach vorn und inseriert an der Ventralseite des oberen Bogens (Fig. 44). Ganz auffallend ist die Asymmetrie dieses Muskelpaares. Der rechtsseitige ist fast doppelt so stark ausgebildet als der linksseitige, ganz entsprechend der stärkeren Entwicklung des rechten Schenkels des oberen Bogens (vgl. Fig. 44). Diese

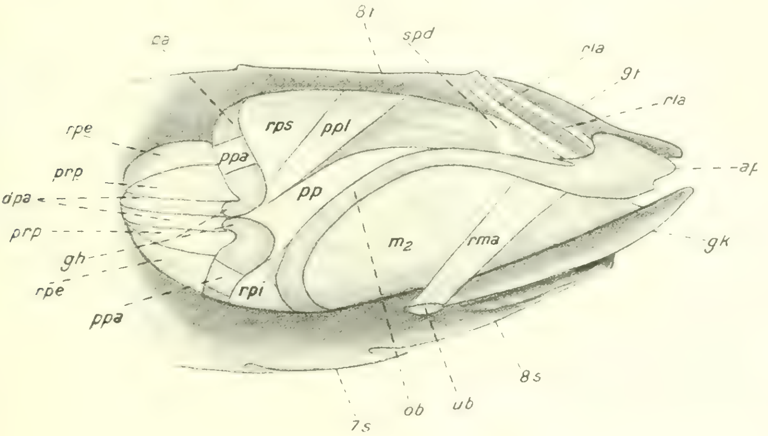


Fig. 46.

Copulationsapparat von der linken Seite gesehen. Figur läßt besonders die Muskeln, welche vom Penis zu den Parameren verlaufen, erkennen. Muskelabkürzungen siehe S. 299. Vergr. 8/1.

Asymmetrie ist jedoch nur bei Präparationen von der Ventralseite zu erkennen, da man von der Rückenseite nur den Ursprung des Muskelpaares sieht. Auch bei diesen Muskeln läßt sich die Zusammensetzung aus zwei zusammengefalteten Lagen erkennen, genau wie beim Protractor des Scheidenrohres.

Den Antagonisten zu dem soeben beschriebenen Muskel bildet der **Retractor des oberen Bogens** (M. **retractor magnus arcus superioris**, Fig. 44, 45, 48 *rma*). Er entspringt am mittleren Teile des unteren Bogens (Fig. 44 *urma*) und zieht zu dem oberen Bogen nach hinten und oben, um an ihm kurz vor den Analplatten zu inserieren (Fig. 45). An seiner Ventralseite ist er mit der Membran (m_2), die sich zwischen dem unteren Bogen ausspannt, verwachsen. Er entspricht dem langen Retractor der Seitenspangen des weiblichen Käfers. Ein Muskel, der dem kurzen Retractor der Seitenspangen entsprechen würde, ist beim Männchen nicht vorhanden.

4) Die Muskeln, die vom oberen Bogen zum Penis ziehen.

Die Muskeln, welche jetzt beschrieben werden sollen, haben gar keine Beziehungen zu irgendwelchen Muskeln des weiblichen Käfers. Die erste Gruppe inseriert fast ausschließlich an Penis und Parameren oder an der Gräte. Zunächst zu nennen sind hier die antagonistischen Rotatoren des Penis.

Der **dorsale Rotator** (M. **rotator penis superior**, Fig. 43, 45—48 *rps*) entspringt auf der Innenfläche des großen Vorsprunges des oberen Bogens (*vv*) und zieht quer über Penis und Parameren hinweg nach links, um an der Gelenkverbindung des Penis mit dem linken Paramer zu inserieren.

Sein Antagonist, der **ventrale Rotator** (M. **rotator penis inferior**, Fig. 44, 46—48 *rpi*) entspringt etwas ventralwärts von dem Ursprung des dorsalen Rotators und zieht ebenfalls nach links, dem oberen Bogen aufliegend, und inseriert an der Gelenkverbindung des rechten Paramers mit dem Penis. Auf diese Weise werden Penis und Parameren von den beiden Rotatoren dorsal und ventral umschlossen. Beide Muskeln sind sehr kräftig entwickelt und ziemlich breit; ihre Fasern verlaufen am Insertionspunkt konvergent zusammen.

Anschließend an diese Rotatoren sind zwei weitere Muskeln von ähnlicher Funktion zu nennen. Zunächst der **Protractor des Penis** (M. **protractor penis**, Fig. 43, 46, 47 *pp*). Er entspringt an der Innenseite des linken Schenkels des oberen Bogens und zieht direkt nach vorn zur Gelenkverbindung des rechten Paramers mit dem Penis. Er ist ziemlich kurz und nicht sehr kräftig.

Der zweite Muskel ist der lange Protractor des Penis (M. protractor penis longus, Fig. 43, 45—48 *ppl*). Sein Ursprung liegt an der Innenfläche des kleinen Vorsprunges des oberen Bogens, und er zieht schräg nach vorn über Parameren und Penis hinweg (Fig. 43) zu dem Gelenkfortsatze des linken Paramers (Fig. 46). Dieser Muskel ist sehr flach und von geringer Breite. Aus Fig. 46 geht hervor, daß diese beiden Protractoren ein Paar zusammengehöriger Muskeln darstellen, da sie in ihrem Ursprung und ihrer Insertion einander symmetrisch gleich sind. Infolge der seitlichen Drehung des Penis sind jedoch die beiden Muskeln in ihrer Ausbildung derart verschieden, daß man in der Ruhelage (Fig. 43) sie nicht sofort als Paar ansprechen wird.

5) Die Grätenmuskulatur.

Für die jetzt zu besprechenden Muskeln ist die Gräte von großer Bedeutung. Wie schon bei der Beschreibung des chitinösen Skelettes ausgeführt wurde, ist die Gräte mit ihrem Hinterende im Präputium aufgehängt. Sie ist rechts seitlich gelagert und erscheint in der Ruhelage so weit nach vorn gezogen (Fig. 43 *gr*), daß sie mit ihrem Vorderende in die Höhe der Krümmung des Penis zu liegen kommt. An den oberen Bogen ist die Gräte durch mehrere Muskeln befestigt. Es handelt sich hier meist um kurze, flache Muskeln. Vom Hinterende der Gräte ziehen zum großen Vorsprung des oberen Bogens drei Retractoren der Gräte, oder besser des Präputiums, denn die Gräte stellt doch nur eine für Muskelansätze geeignete Chitineinlagerung des Präputiums dar.

Der obere Retractor des Präputiums (M. retractor praeputii superior, Fig. 45 u. 47 *rs*) zieht von dem großen Vorsprung des oberen Bogens zur hinteren Verbreiterung der Gräte. Er ist ziemlich breit, aber sehr flach und verläuft längs der dorsalen Kante der Gräte. Ihm entspricht ein schwächerer Muskel auf der ventralen Seite der Gräte mit demselben Verlaufe (M. retractor praeputii inferior, Fig. 45 *ri*). Dazu kommt noch ein dritter kurzer Retractor (M. retractor praeputii inferior brevis, Fig. 45 *rb*), welcher an der ventralen Kante der Gräte entspringt und ebenfalls am vorderen Vorsprung des oberen Bogens sich ansetzt, jedoch etwas weiter ventral, so daß sich seine Fasern mit denen des unteren Retractors (*ri*) kreuzen.

Ein kurzer, flacher Muskel zieht auch von der Innenseite des kleinen Vorsprunges des oberen Bogens (*hv*) zur Gräte, an ihr, etwas vom Hinterende entfernt, inserierend. Es ist der Suspensor des Präputiums (M. suspensor lateralis praeputii, Fig. 45 *slp*).

Am Vorderende der Gräte inserieren zwei Protractoren des Präputiums, der eine (M. **protractor brevis praeputii**, Fig. 43 u. 45 *pbp*) ist ziemlich kurz und zieht zum Vorderrande des großen Vorsprunges des oberen Bogens (*vv*). Der zweite (M. **protractor longus praeputii**, Fig. 45 *plp*) entspringt dorsal am Hinterrande der Ventralplatte des Präputiums (*vp*) und inseriert an der rechten unteren Kante der Gräte in deren ganzer Ausdehnung vom Vorderrande bis zur Mitte der Gräte. Er ist sehr lang und breiter als die übrigen Muskeln der Gräte.

Von der Ventralplatte des Präputiums zieht noch ein weiterer Muskel zur Gräte. Dieser **kleine Heber des Präputiums** (M. **levator parvus praeputii**, Fig. 45 *lp*) entspringt ebenfalls am Hinterrande der Ventralplatte, und sein Insertionspunkt fällt mit dem des Suspensors (*slp*) zusammen.

Ein zweiter Heber (M. levator magnus praeputii. Fig. 45 *lm*) zieht vom hinteren Vorsprung des oberen Bogens (*hv*) zum Hinterrande der Ventralplatte des Präputiums. Er ist wesentlich kräftiger als der kleine Heber.

An der Gräte haben nun noch zwei weitere Paare stärker entwickelter Muskeln ihren Ursprung. An ihrem Vorderende setzt sich zunächst links- und rechtsseitig je ein Muskel an, welcher allmählich sich verflachend zum Penis zieht und sich in der Penisrinne anheftet. Es ist der **Retractor des Penis** (M. **retractor penis**. Fig. 43—45 *rpe*).

Vom Hinterende der Gräte kommt ferner ein Paar langer, flacher Muskeln, die **Protractoren der Parameren** (M. **protractor paramerorum**, Fig. 43—47 *ppa*). Der eine von ihnen zieht dorsal über Penis und Parameren hinweg (Fig. 47) und inseriert an der vorderen Kante des linken Paramers, kurz vor dem Gelenke (Fig. 43). Der zweite zieht auf der Ventralseite herum, ebenso am rechten Paramer inserierend. So umfassen sie Parameren und Penis ähnlich wie die beiden Penisrotatoren.

An der Gräte inserieren also folgende Muskeln:

a. an ihrem Vorderende:

1) drei Retractoren des Präputiums (*rs*, *ri* u. *rb*), welche am vorderen Vorsprunge des oberen Bogens entspringen,

2) ein Heber des Präputiums (*lp*), der am Hinterrande der Ventralplatte (*vp*) entspringt,

3) ein Suspensor des Präputiums (*slp*), der am hinteren Vorsprunge des oberen Bogens entspringt,

4) die Protractoren der Parameren (*ppa*).

b. an ihrem Hinterende:

1) zwei Protractoren des Präputiums (*pbp* u. *plp*), von denen der erste am vorderen Vorsprung des oberen Bogens, der zweite an der Ventralplatte des Präputiums entspringt.

2) die beiden Penisretractoren (*rpe*).

6. Die Muskeln, die den Penis mit den Parameren verbinden.

Die Bewegungen von Penis und Parameren werden durch drei Muskelpaare bedingt. Es sind hier zunächst die Spreizer der Parameren (M. distensor paramerorum (Fig. 46 *dpa*) zu nennen. Sie entspringen an dem kurzen Gelenkhöcker der Parameren und ziehen, in dem vordersten Teile der Penisrinne verlaufend, bis zum Punkte der stärksten Krümmung des Penis. Ihre Insertion umfaßt den Rinnenrand, und ihre Lagerung in der Rinne bedingt ihren parallelen Verlauf.

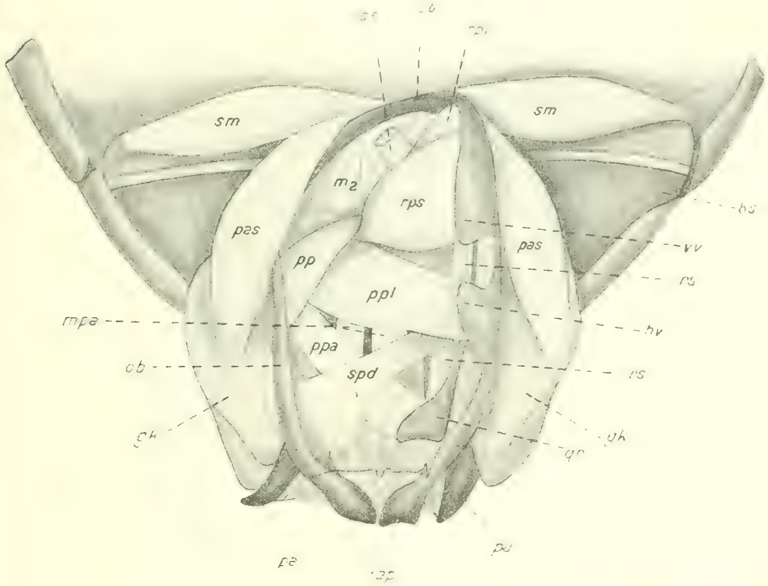


Fig. 47.

Der männliche Apparat in Copulationsstellung von der Dorsalseite gesehen. Oberer Bogen (*ob*) der Genitalklappen nach hinten gezogen, letztere auch gespreizt (vgl. Fig. 43). Penis und Parameren (*pa*) unter das Abdomen geschlagen, daher ersterer überhaupt nicht, letztere nur zum Teil sichtbar. Vergr. 8/1.

Ein zweites Paar kurzer aber kräftiger Muskeln liegt zu beiden Seiten des Penis (M. protensor penis, Fig. 43, 44 u. 46 *prp*). Sie nehmen ihren Ursprung an den äußeren dorsalen Kanten der Parameren und inserieren an den äußeren Rinnenkanten des vorderen Teiles des Penis (Fig. 43 u. 46). Ihre Aufgabe ist, den Penis aus den Parameren hervorzuklappen.

Das letzte Paar hierher gehöriger Muskeln bilden die beiden **Beweger der Parameren (Musculus motorius paramerorum**, Fig. 43 u. 44 *mpa*). Sie inserieren zu beiden Seiten am längeren Schenkel des Penis, dicht an seiner vorderen Umbiegung. Ihr Ursprung umfaßt die Innenfläche der Parameren, weit nach hinten sich ausdehnend. Sie sind bedeutend länger als der Protensor des Penis, jedoch etwas weniger kräftig.

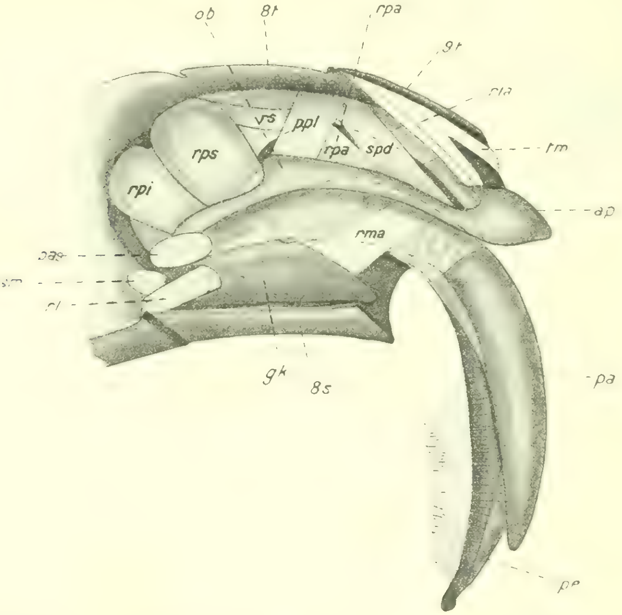


Fig. 48.

Copulationsapparat mit vorgestrecktem Penis (*pe*) und Parameren (*pa*). Ein Vergleich mit Fig. 46 zeigt die großen Unterschiede im Verlaufe der Muskeln in der Ruhelage bzw. hervorgestrecktem Penis. Muskelabkürzungen siehe S. 299. Vergr. 8:1.

Zum Schluß ist noch ein Paar schwacher, flacher Muskeln von sehr untergeordneter Bedeutung zu nennen. Es sind die **dorsalen Suspensoren des Präputiums (M. suspensor dorsalis praeputii**, Fig. 43 *spd*). Sie ziehen von der Dorsalkante des oberen Bogens schräg nach hinten zum Präputium, und zwar entspringt der rechtsseitige am kleinen Vorsprung des oberen Bogens, der linksseitige dicht neben dem Ursprunge des Protractors des Penis (Fig. 43).

Ferner soll nicht unerwähnt bleiben, daß auch das Männchen ein Paar Transversalmuskeln des Abdomens (M. transversalis abdominis nach Bauer) aufweist, welche vom achten Sternit zum achten Tergit ziehen. Sie gelangten auf den gegebenen Abbildungen nicht zur Darstellung, da sie den analogen Muskeln des Weibchens vollkommen entsprechen.

Was nun die Funktion aller dieser Muskeln betrifft, so wird man sie am besten verstehen, wenn man sich klar macht, wie das Vorstrecken und Einziehen des Penis zustande kommt. Beim Ausstülpen des Penis werden die Genitalklappen und die Analplatten mit dem oberen Bogen nur wenig aus dem Abdomen hervorgeschoben. Diese Bewegung wird für erstere durch ihren auf der Ventralseite gelegenen Protractor (Fig. 44 *pl*) herbeigeführt. Weiter wird die Kontraktion des Protractors des oberen Bogens (Fig. 43 *pas*) in der Hauptsache bewirken, daß dieser Bogen etwas nach hinten gezogen, die Analplatten also aus dem Abdomen hervorgeschoben werden (Fig. 47). Da dieser Protractor aber seitlich an den ziemlich beweglichen Genitalklappen entspringt (Fig. 47), so führt seine Kontraktion zugleich zum Spreizen der Klappen. Ein gar zu weites Hervortreten der Genitalklappen wird durch ihren Suspensor (Fig. 44 *sm*) verhindert. Es entsteht so ein klaffender Spalt zwischen den Klappen, durch welchen nunmehr der Penis und die Parameren austreten können.

Durch eine gleichzeitige Kontraktion des ventralen Rotators (Fig. 44 *rpi*) und des Protractors des Penis (Fig. 43 *pp*) wird der Penis mit den Parameren in seine richtige, symmetrische Lage gedreht und um ein bedeutendes Stück aus dem Abdomen hervorgeschoben. Das weitere Hervortreten wird durch die Muskulatur der Gräte erreicht, und zwar wird durch Kontraktion der kurzen und langen Protractoren des Präputiums (Fig. 45 *pbp* u. *plp*) die Gräte (*gr*), an der sie inserieren, nach hinten gezogen (Fig. 47). In dieser Stellung wird nun durch Kontraktion des Protractors der Parameren (Fig. 46 *ppa*) die Ausstülpung des Penis vervollständigt.

Nunmehr treten die Muskeln in Tätigkeit, welche Parameren und Penis verbinden, und zwar ist ihre Funktion eine gleichzeitige, da es kaum möglich ist, die Aufgabe der einzelnen Muskelpaare scharf zu umgrenzen, doch soll versucht werden, durch einige Bemerkungen zu erläutern, wie die Bewegungen des Penis und der Parameren zustande kommen. Eine Kontraktion der Spreizer der Parameren (Fig. 46 *dpa*) wird die Parameren spreizen, und durch die Muskeln *prp* (Fig. 43 u. 46) wird der Penis aus ihnen hervorgeklappt. Die tastenden Bewegungen des Penis beim Suchen der weiblichen Geschlechtsöffnung werden wohl erzielt durch abwechselnde Kontraktion der Vorstülper und Retractoren des Penis (Fig. 45 u. 46 *prp* u. *rpe*). Um die Parameren gegen das Abdomen des Weibchens zu pressen, erfolgt die Kontraktion des Bewegers der Parameren (Fig. 44 u. 47 *mpa*), doch können hierfür auch noch die Protractoren der Parameren (Fig. 43 u. 47 *ppa*) in Betracht kommen, da sie am Punkte der stärksten Krümmung der Parameren inserieren.

Wieder eingezogen werden Penis und Parameren auf folgende Weise: Durch ihre beiden Retractoren (Fig. 45 u. 47 *rs* u. *ri*) wird die Gräte allmählich zurückgezogen und dadurch das Präputium eingestülpt. Durch die gleichzeitige Kontraktion der Retractoren des Penis (Fig. 45 *rpe*) wird der Penis zwischen die Parameren gelegt und mit diesen ins Abdomen hineingezogen. Endgültig in die Ruhelage gebracht wird der Penis durch starke Kontraktion seines ventralen Rotators (Fig. 46 u. 48 *rpi*). Durch den seitlichen Zug, den durch gleichzeitige, schwache Kontraktion die Muskeln *pp*, *rps* und *ppl* (Fig. 46) auf den Penis ausüben, wird derselbe gedreht und mit den Parameren in seine normale seitliche Lage gebracht (Fig. 43). Da die Gräte nunmehr in ihre Ruhelage gekommen ist, wird sie durch Kontraktion des Muskels *rpe* auch den Penis soweit einziehen können, daß seine Krümmung mit dem Vorderende der Gräte in gleiche Höhe kommt (Fig. 43).

Hand in Hand mit dem Zurückziehen von Penis und Parameren erfolgt das Einziehen der übrigen Teile des Copulationsapparates. Die Genitalklappen werden geschlossen und in die Ruhelage gebracht durch die Kontraktion ihres Retractors und Schließers (Fig. 44 *rl*), und der obere Bogen wird durch seine Retractoren (Fig. 45 *rpa* u. *rma*), sowie durch die Retractoren der Analplatten (Fig. 43 *rla*) zurückgezogen. Durch die Levatoren der Genitalklappen (Fig. 43 *ll* u. *lb*), welche die Klappen gegen das neunte Tergit anziehen, kann nun auch noch der hintere Spalt des Abdomens zwischen dem neunten Tergit und dem achten Sternit vollständig geschlossen werden.

III. Struktur des männlichen Geschlechtsapparates.

Die Peritonealhülle. Wie schon früher erwähnt (S. 231), werden die primären Geschlechtsorgane umhüllt von der Peritonealhülle. Sie tritt mit dem Fettkörper in enge Verbindung durch die beiden von letzterem gebildeten Bänder, welche sich an sie ansetzen. Auf Schnitten durch Hoden oder Nebenhoden ist sie zu erkennen als einfache Schicht, welche das Schnittbild rings umgibt. Sie umhüllt also den Hodenknäuel in seiner Gesamtheit, nicht die einzelnen Windungen. Der Hodenspitze liegt sie dicht auf, besonders bei fast entleertem Hodenschlauche, da jene dann etwas aus dem Knäuel hervorragt (Fig. 51 *ph*). Bezüglich ihrer feineren Struktur ist dem bei der Beschreibung der Peritonealhülle der Ovarien Gesagten nichts mehr hinzuzufügen (vgl. Fig. 11). Es soll nur noch erwähnt werden, daß das Netz von Muskelfasern, wie wir es beim Ovarium fanden, bei der Peritonealhülle des männlichen Apparates nicht vorhanden ist.

1. Der Hode.

Die Wandung des Hodens von *Dytiscus marginalis* zeigt hinsichtlich ihrer Struktur mit derjenigen von *Cybister Roeselii*, wie sie von Voinow geschildert wird, eine derartige Übereinstimmung, daß man das von *Cybister* Gesagte größtenteils auf unser Objekt übertragen kann. Die Wandung des Hodenschlauches ist durchweg zweischichtig, sie wird gebildet von einem äußeren Epithel (Fig. 51—57 *he*) und einer inneren, elastischen Membran (Fig. 51—57 *em*).

Das Außenepithel überzieht den ganzen Hodenschlauch und endet, allmählich flach auslaufend, am Vas efferens. Es ist von mäßiger Höhe, und Zellgrenzen sind an ihm nirgends zu erkennen, eine Tatsache, welche Voinow für *Cybister* ebenfalls konstatiert. Dieser Autor hält das Fehlen der Grenzen für günstig für die Elastizität der Hodenwandung. Das Plasma des Epithels hat körnige Struktur, und die Kerne sind länglich oval, mit Nucleolus oder feinen Chromatinpartikelchen versehen. In den stark gefüllten Hodenabschnitten ist das Epithel derart gespannt, daß es zur sehr dünnen Schicht wird, welche die Kerne an Breite kaum übertrifft (Fig. 56). Es tingiert sich in solchen Stadien sehr stark mit Eisenhämatoxylin, so daß es schwierig ist, die Kerne zu erkennen. Dagegen erscheint es bei entleertem Hoden sehr stark vacuolisiert. In diesem Zustande tritt die jetzt sehr stark erscheinende Basalmembran (Fig. 49 *bm*) deutlich hervor, welche das Hodenepithel außen überzieht und sich ebenso wie die sehr feine Intima mit van Giesonschem Gemisch schön rot färbt und sich so gegen das dunkle Plasma sehr scharf abhebt.

Das äußere Hodenepithel zeigt auf Schnitten im Inneren sehr oft Tracheenzweige und zwar besonders an der Spitze des Hodenschlauches (Fig. 51 *tr*). Es läßt diese innige Verbindung mit den Tracheen schon darauf schließen, daß das Epithel von großer Bedeutung für die Ernährung der Samenelemente sein muß. Auf geeigneten Querschnitten durch nicht zu stark gefüllte Hodenschläuche erscheint es sehr stark vacuolisiert (Fig. 50). Das Plasma zeigt wabige Struktur, und die Vacuolen sind erfüllt von einem Secrete (*s*), welches sich mit Eisenhämatoxylin tief grau färbt. Das Epithel hat also secretorische Funktion und zeigt ein Aussehen, wie es für Drüsenzellen charakteristisch ist. Das Plasma ist oft beladen mit kleinen, tiefschwarz sich färbenden Körnchen, welche als Fetttröpfchen anzusehen sind (Fig. 50 *ft*). Das von dem Epithel gebildete Secret ist bei günstigen Präparaten besonders in der Spermatogonienregion und zwar beim Einsetzen der Spermatogenese im Frühlinge zu konstatieren, da es dann als dicker Belag die Hodenwandung innen überzieht (Fig. 53 *s*).

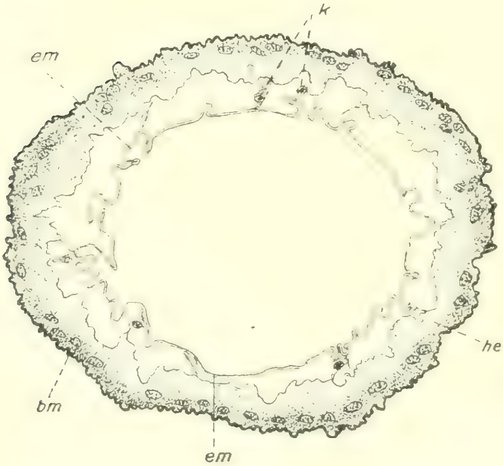


Fig. 49.

Querschnitt durch den leeren Hodenschlauch, Hodenepithel (*he*), innen, davon abgehoben, die elastische Membran (*em*) und zwischen beiden die Kerne (*k*) mit feinen Gewebsfasern. Weitere Abkürzungen siehe S. 298. Vergr. 364/1.

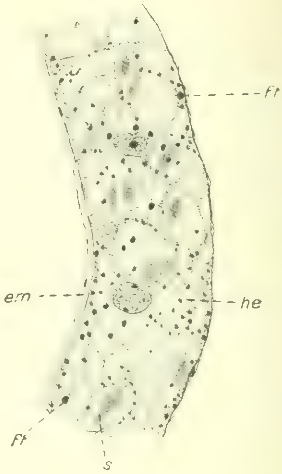


Fig. 50.

Teil der Hodenwandung, das Epithel (*he*) stark vacuolisiert und mit Secreten (*s*) und Fetttröpfchen (*ft*) beladen. Vergr. 612/1.

Die elastische Membran bildet die innere Auskleidung des Hodenschlauches. Voinow spricht sie als Gleitschicht für die Samenelemente an und ist der Ansicht, daß sie das Ergebnis der Umbildung einer Zellenschicht ist, da sie auf der Außenseite kleine ovale Kerne trägt. Leider sagt er nicht, welcher Art diese Zellen sein sollen. Bei *Dytiscus* kleidet die Elastica, wie die elastische Membran kurz bezeichnet werden soll, den Hodenschlauch bis zum Beginn des Vas efferens aus (Fig. 49—57 *em*). Am leichtesten ist sie auf Schnitten durch den entleerten Schlauch zu erkennen, da sie stark geschrumpft erscheint und sich vom Epithel abgehoben hat (Fig. 49). Weniger deutlich tritt sie auf Schnitten durch den straff gefüllten Hoden zutage, doch ist sie auch hier überall nachzuweisen. An der Hodenspitze läßt sich ihre feinere Struktur am besten studieren, da die Elastica hier von beträchtlicher Dicke ist (Fig. 51 *em*). Bei starken Vergrößerungen erscheint sie fein gefasert und weist eine große Anzahl kleiner, mit Eisenhämotoxylin sich tief dunkel färbender Kerne auf, welche in unregelmäßigen Abständen aufeinander folgen. Es handelt sich also bei dieser inneren wie bei der äußeren Schicht ebenfalls um ein Epithel, welches infolge starker Umbildung als solches meist nicht so deutlich zu erkennen ist wie das Außenepithel.

Dieselben Verhältnisse zeigt auch Fig. 52, welche einen Längsschnitt durch die Hodenwandung etwa 1 mm unterhalb der Spitze darstellt. Weiter abwärts wird die Elastica jedoch bedeutend dünner (Fig. 53), und die Kerne, welche auch hier noch zu erkennen sind, haben weit geringere Größe als an der Hodenspitze. Noch weiter unterhalb des blinden Endes des Hodens ist sie nur noch als starke Kontur zu erkennen (Fig. 54—58). Kerne treten in ihrem Inneren nicht mehr auf. Sie scheinen in der Tat zu fehlen und sind jedenfalls zurückgebildet worden. Auch auf dem in Fig. 49 wiedergegebenen Querschnitte, wo die Elastica infolge starker Kontraktion wieder von bedeutenderer Dicke erscheint, sind Kerne in ihr nicht nachzuweisen. Dagegen finden sich auf solchen Schnitten stets kleine, stark gefärbte, rundliche Kerne (Fig. 49 *k*), die »noyaux ovales« Voinows, zwischen Hodenepithel und Elastica; sie sind meist umsponnen von sehr feinen Fasern, welche anscheinend eine Verbindung zwischen Epithel und Elastica darstellen. Daß es sich hier nur um eine sehr lockere Verbindung handeln kann, geht daraus hervor, daß sich bei leerem Hoden die Elastica sehr weit vom Epithel zurückzieht (Fig. 49). Vereinzelt finden sich solche Kerne auch auf den Schnitten durch die Hodenspitze (Fig. 51 *k*). Es fragt sich, ob diese Kerne der Elastica angehören. Voinows »noyaux ovales« sollen allerdings die Kerne der Elastica darstellen und an ihrer Außenseite liegen. Es ist jedoch dann schwer zu verstehen, wie die Umbildung der Elastica aus einer Zellenschicht vor sich gegangen sein soll, denn die Kerne dieser umgebildeten Zellen würden doch nicht an der Außenseite («sur sa face externe») derselben liegen, sondern im Innern, wie es bei der Elastica unsres Objektes stellenweise tatsächlich der Fall ist. Man darf daher bei *Dytiscus* diese Kerne kaum der Elastica zurechnen, was auch schon ihre Lage verbietet (Fig. 49). Als Kerne des Hodenepithels sind sie jedoch auch nicht anzusehen, denn dieses ist eine von der Intima (Fig. 49) innen, d. h.

auf der Seite, an welcher die Kerne liegen, scharf begrenzte Hülle. Die Kerne bilden vielmehr mit ihren feinen Fasern ein sehr lockeres Gewebe, welches zwischen Elastica und Hodenepithel liegt. Es tritt jedoch den letzteren gegenüber sehr zurück und ist nur an leeren Hodenschläuchen nachzuweisen. Es ist offenbar von ganz untergeordneter Bedeutung und mit Elastica und Außenepithel nicht auf gleiche Stufe zu stellen.

Die Frage nach der Herkunft und Ausbildung der einzelnen Schichten ist nur auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen zu beantworten. Sie kann also hier nicht geklärt werden, zumal auch über verwandte Objekte keine Arbeiten, die sich mit der Entwicklung der Geschlechtsanlagen befassen, vorliegen. Es soll hier nur kurz auf die Arbeit von ZICK verwiesen werden, welche sich mit der Entstehung der Genitalanlage bei Lepidopteren befaßt. Danach besteht die Wandung des Hodens bei der Raupe aus einer inneren und äußeren Hülle, welche bindegewebigen Ursprungs sind. Während nun die äußere Hülle erhalten bleibt, nimmt die innere, welche auf dem Raupen- und Puppenstadium ernährende Funktion hat, an Stärke ab: »im Hoden der Imago ist sie zu einem unscheinbaren Belag der äußeren Hülle reduziert«. Bei *Dytiscus* scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen. Die starke Rötung bei Färbung mit VAN GIESONschem Gemisch deutet den bindegewebigen Charakter der Elastica an, und die besonders an der Hodenspitze zahlreich auftretenden Kerne lassen auf ihren früheren epithelartigen Aufbau schließen.

Die Keimzellen.

Bei einer zusammenfassenden Arbeit über die Morphologie des männlichen Geschlechtsapparates ist es natürlich erforderlich, auch auf den Inhalt der keimbereitenden Organe, also bis zu einem gewissen Grade auf die Spermatogenese einzugehen. Es kann sich dabei aber nicht um eingehende Untersuchungen handeln, welche den spermatogenetischen Fragen ins Detail nachgehen, zumal gerade für *Dytiscus* zwei neuere Arbeiten, von HENDERSON und SCHÄFER, vorliegen, welche die Spermatogenese behandeln. Trotzdem dürfte es dieser kurzen Abhandlung vergönnt sein, eine Lücke auszufüllen, denn es ist in der Literatur ein äußerst merkbarer Mangel an Übersichtsbildern über die einzelnen Stadien in der Entwicklung der Spermatozoen zu konstatieren. Daher soll im folgenden an der Hand von solchen Übersichtsbildern die Spermatogenese von *Dytiscus* kurz behandelt werden.

Aber auch von einem andern Gesichtspunkte aus bietet die Spermatogenese ihr Interessantes, nämlich hinsichtlich der Periodizität der Samenentwicklung. Diese Verhältnisse wurden bis auf die Arbeit von VOINOW sehr vernachlässigt, und in vielen Arbeiten werden nicht einmal Angaben gemacht, um welche Jahreszeit das Material konserviert wurde. Es mögen daher die nachfolgenden Ausführungen dahin wirken, daß bei weiteren spermatogenetischen Studien diese Vorgänge auch bei andern Objekten mehr berücksichtigt werden.

Die Samenentwicklung wird naturgemäß stark beeinflußt von den äußeren Umständen, und es können infolge ungünstiger Witterung Verschiebungen auftreten. Diese Untersuchungen wurden angestellt im Frühjahr und Sommer 1911, welche infolge ihrer Wärme die Spermatogenese beschleunigt haben dürften. Es wurden nur frisch gefangene Käfer untersucht, da Aquariumstiere starke Abweichungen zeigten und daher unbrauchbar erschienen.

Die Frage, ob die Spermatogenese zeitweise ruht, ist für *Dytiscus* mit nein zu beantworten, denn man findet in der Spermatogonienregion stets mitotische Teilungsfiguren. In den Wintermonaten Dezember bis Februar, zu einer Zeit, wo der Hoden bis auf ein 2 cm langes Stück leer ist, sind die Mitosen allerdings sehr selten, und die Entwicklung ist dann auf ein Minimum reduziert. Dieses Stadium dauert bis ins Frühjahr hinein, und vor Anfang oder Mitte April ist äußerlich eine Vermehrung der Spermatogonien nicht zu erkennen. Nunmehr setzt aber eine stärkere Entwicklung ein, und man findet fast auf jedem Querschnitte Cysten, in denen sämtliche Spermatogonien in mitotischer Teilung begriffen sind. Anfang Mai treten in den Hodenschläuchen die ersten Spermatocyten auf, welche infolge starker Vermehrung bald einen beträchtlichen Teil des Hodens einnehmen. Der Hoden enthält also zu dieser Jahreszeit Spermatogonien und Spermatocyten erster Ordnung. Während sich nun die Spermatogonien fortgesetzt weiter teilen und zu Spermatocyten heranwachsen, machen letztere ein Ruhestadium durch, während dessen man nur Größenzunahme, niemals aber Teilungen der Spermatocyten konstatieren kann. Dieses Stadium dauert etwa 7—8 Wochen, denn die ersten Spermatocyten fanden sich, wie gesagt, Anfang Mai, und in Hoden, die am 20. Juni untersucht wurden, waren ebenfalls noch keine Spermatocytenteilungen vorhanden. Dagegen fanden sich diese von Anfang Juli ab in jedem Hoden. Infolge der starken Vermehrung der Spermatogonien und des Heranwachsens der Spermatocyten ist der Hodenschlauch bis auf das letzte Drittel gefüllt. Nunmehr setzt aber die Weiterentwicklung der Spermatocyten mit voller Kraft ein, und vom 10. Juli ab fanden sich in den Hoden stets sämtliche Stadien der Spermatogenese, also auch Spermatiden und reife Spermien. Der Hoden ist nunmehr vollkommen angefüllt, und die ältesten Spermatocyten haben sich zu Spermatiden und schließlich zu Spermatozoen umgewandelt. Die reifen Spermien treten jetzt in das Vas efferens, um in den Nebenhoden zu wandern. Die Spermatogonien sind immer noch in reger Teilung begriffen. Die Spermatocyten erster Ordnung nehmen etwa zwei Fünftel des Hodenschlauches für sich in Anspruch, während die andern Stadien der reifenden Keimzellen den Rest erfüllen. Der Hoden steht also Ende Juli auf der Höhe seiner Tätigkeit. Die Spermien treten in den Nebenhoden über, bis derselbe von ihnen erfüllt ist, was Ende August der Fall zu sein pflegt. Der Nebenhodenschlauch enthält dann in seiner ganzen Ausdehnung Spermatozoen, doch ist seine Füllung keine vollständige, und daher können die noch im Hoden befindlichen Spermien ebenfalls noch in den Nebenhoden aufgenommen werden, zumal auch Anfang September die Copulationen der Käfer wieder beginnen. Der Hoden zeigt zu dieser Jahreszeit auch noch beträchtlichen Umfang und ist größtenteils noch von Keimzellen erfüllt, doch ist es wesentlich, daß dieses nur Spermatogonien und Spermien sind, von denen die ersteren ein kurzes Stück am Beginn des Schlauches einnehmen. Spermatocyten und Spermatiden fehlen, es hat also ihre Reifung schon stattgefunden, und eine Neubildung von Spermatocyten ist unterblieben. Ein kurzer Abschnitt zwischen den Spermatogonien und Spermatozoen ist jetzt nur mit degenerierten Substanzen erfüllt. Es sind dies die Reste der Nährsubstanz, welche zurückblieb, während die Spermien abwärts rückten. Der Übertritt des Samens aus dem Hoden ist Anfang Oktober vollendet und der Hoden nunmehr bis auf die Spermatogonien und die zurückgebliebenen degenerierten Substanzen entleert[1].

Die geschilderten Verhältnisse haben nur Gültigkeit in bezug auf ein- oder mehrjährige Käfer. Bei jungen Käfern setzt die Spermatogenese sofort nach dem Entschlüpfen aus der Puppe ein. Da dies jedoch frühestens Mitte Juni stattfindet, also zu einer Zeit, wo die älteren Käfer bereits die größte Menge von Spermatocyten gebildet haben, so ergibt sich, daß wir hier eine Verschiebung der Spermatogenese um etwa 2 Monate haben. Eine Winterspermatogenese, wie sie Voinow für *Cybister Roeselii* erwähnt, existiert bei *Dytiscus* nicht, und es liegt die Vermutung nahe, daß es sich bei *Cybister* auch nur um die Spermatogenese junger Käfer handelt.

---

[1] Eine ähnliche Darstellung für die Bildung der Eier zu geben, erübrigt sich, da die Eiröhren stets mit Keimzellen erfüllt sind und fast zu jeder Jahreszeit sämtliche Stadien der Oogenese zeigen. Eine andre Frage würde die sein, ob sich in den Eiröhren zu bestimmten Zeiten durchgehende Degenerationsvorgänge bemerkbar machen, doch würde dies eine eingehende Untersuchung erfordern.

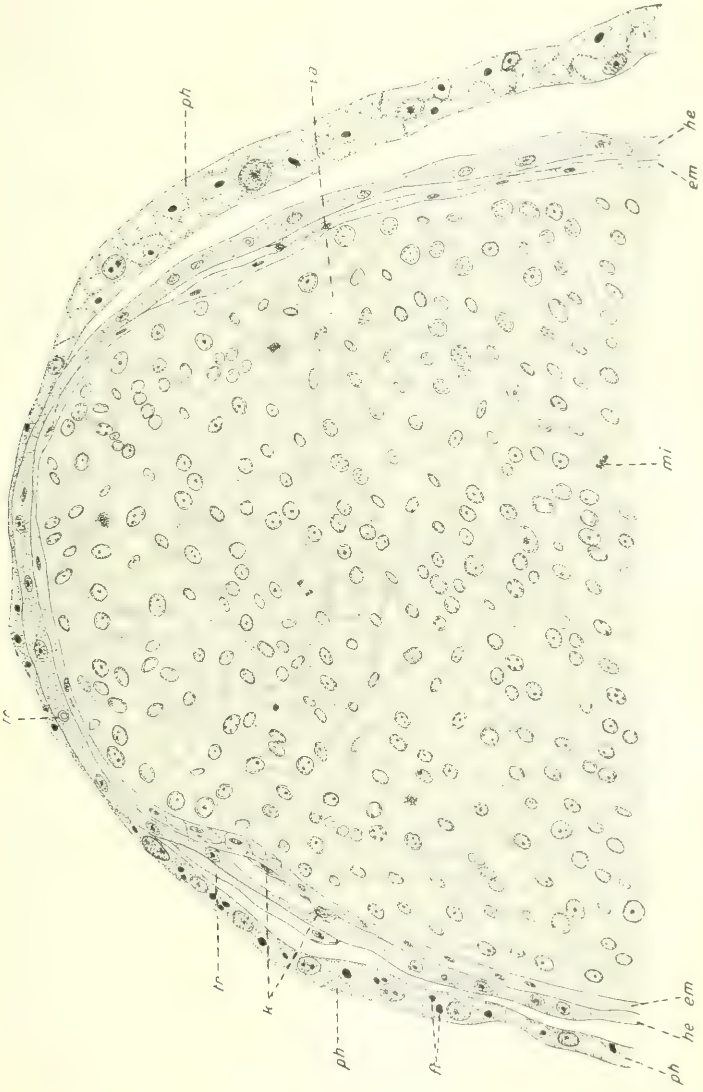


Fig. 51.

Längsschnitt durch die Hodenspitze. Außen die Peritonealhülle (*ph*) und die doppelte Hodenwandung (*he* und *em*). Im Innern Spermatogonien verschiedenen Alters, das Ganze ein Syncytium. Vergr. 284:1.

Es soll nunmehr an Hand einer Reihe von Übersichtsbildern eine kurze Beschreibung der einzelnen Stadien der Spermatogenese erfolgen.

Der in Fig. 51 dargestellte Längsschnitt durch die Hodenspitze wurde angefertigt von einem im März konservierten Hoden. Er stellt also ein Stadium dar, welches noch geringe Vermehrung der Spermatogonien zeigt. Die Spermatogonienkerne liegen unregelmäßig verteilt in einer sehr fein granulierten Plasmamasse, welche den Schlauch hier ganz erfüllt und hellere und dunklere Regionen aufweist. In dem Plasma treten vereinzelte Vacuolen auf (*va*). Die Kerne sind von verschiedener Größe, meist gekennzeichnet durch wandständige Chromatinkörnchen, und besitzen einen Nucleolus. Es treten aber auch Kerne auf, welche auf ihrer ganzen Fläche fein verteiltes Chromatin aufweisen, dafür aber den Nucleolus vermissen lassen. Während diese Kerne, besonders die größeren unter ihnen, kreisrund erscheinen, sind auch solche von länglich ovaler Gestalt zu finden, welche meist gleichmäßig verteiltes Chromatin aufweisen und kleiner als die andern sind. Diese Verschiedenheiten der Kerne hinsichtlich ihrer Größe und Struktur lassen vermuten, daß es sich hier einerseits um Keimzellen verschiedenen Alters, anderseits um somatische Zellen handelt, und zwar würden die zuletzt beschriebenen Kerne wohl solche von somatischen Zellen sein können, doch ist es unmöglich, dieselben hier schon mit einiger Bestimmtheit als solche ansprechen zu können. Es wird Gelegenheit sein, weiter unten hierauf noch einmal zurückzukommen.

In dem in Fig. 51 dargestellten Längsschnitte liegen die Spermatogonienkerne in einer gemeinsamen Plasmamasse; die Keimzellen bilden also hier ein Syncytium. Zellgrenzen sind auch mit stärksten Vergrößerungen nicht zu erkennen (vgl. auch Schäfer). Demgegenüber muß ich aber hervorheben, daß ich bei einem andern Hoden auf Schnitten durch dieselbe Region sehr deutliche Zellgrenzen fand. Vielleicht hängt das Auftreten derselben mit dem Alter des Hodens zusammen, so daß wir hier ähnliche Verhältnisse hätten, wie sie Tönniges für *Lithobius* beschreibt, doch kann dies nur auf Grund eingehender Untersuchungen entschieden werden. Entsprechend der Endkammer der Eiröhren dürfte man ja auch hier sehr deutliche Zellgrenzen und vor allem scharfe Sonderung der Keim- und Follikelzellen erwarten. Allerdings ist der Abschnitt des Hodens, welcher zeitweise die Zellgrenzen vollkommen vermissen läßt, von sehr geringer Ausdehnung, seine Länge beträgt höchstens 0,8 mm. Die von Schäfer beschriebene und abgebildete kernfreie Plasmazone war auf meinen zahlreichen durch die Hodenspitze gelegten Schnitten nicht zu konstatieren.

Die zweite Zone der Spermatogonienregion unterscheidet sich von der ersten durch die Beschaffenheit des Plasmas. Fig. 52, ein Bild von einem Längsschnitt etwa 1 mm unterhalb der Hodenspitze, zeigt, daß die Spermatogonienkerne sich mit einem Plasmahofe umgeben und sich mit demselben von den Nachbarzellen gesondert haben. Mitotische Teilungsfiguren sind in dieser Region häufiger. Die Zellen somatischen Charakters sind auch hier noch nicht mit Sicherheit zu erkennen, und die Kerne zeigen durchweg noch dasselbe Aussehen wie an der Hodenspitze.

In diesem Abschnitt des Hodenschlauches dürfte man Bilder erwarten, wie sie Henderson in Fig. 3 für den Hoden einer älteren Larve angibt, nämlich daß eine Zelle, die spätere Cystenzelle, die Spermatogonienzelle mit hornförmigen Fortsetzungen umwächst. Es war jedoch nicht möglich, solche Zellen nachzuweisen, wie denn auch Henderson selbst angibt, daß er solche »einzellige« Cysten nicht finden konnte. Daß diese Stadien vorhanden sein können, ist wohl anzunehmen; Tatsache ist jedoch, daß man die Cystenzellen mit Bestimmtheit erst erkennen kann, wenn die Spermatogonien schon mehrere Teilungen durchgemacht und sich in Rosettenform angeordnet haben (Fig. 53). Diese Rosetten finden sich schon sehr weit oben im Hodenschlauch, etwa $1 \frac{1}{2}$ mm unterhalb der Hodenspitze, und das Aussehen der Spermatogonien weiter abwärts ist ein ganz andres als an der Spitze des Schlauches, und zwar infolge ihrer Lagerung in den Cysten. Auf Fig. 53 erscheint der Hodenschlauch nicht straff gefüllt mit Samenelementen, denn der Schnitt ist geführt durch den Abschnitt, wo die Spermatogoniencysten abwärts rücken und daher locker aneinander gelagert sind. Die Spermatogonien besitzen hier eine kegelförmige Gestalt und gruppieren sich mit ihren spitzen Enden um eine dunklere Achse, welche nach Henderson dadurch sich erklärt, daß die Spermatogonien nach

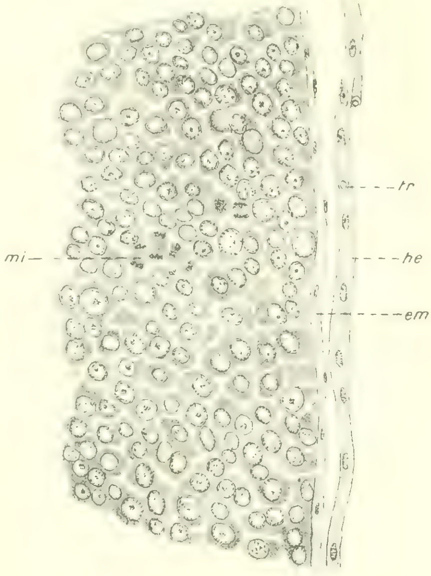


Fig. 52.
Längsschnitt durch den Hoden dicht unterhalb der Spitze: Zone der Absonderung der Spermatogonien. Vergr. 364/1.

erfolgter Kernteilung sich nicht vollkommen durchtrennen, sondern mit ihren Spitzen zusammen hängen bleiben. Bezüglich der an der Spitze der Zellen sich findenden Mitochondrien soll auf die einschlägige Literatur verwiesen werden (SCHÄFER). Der große, runde bis ovale Kern der Spermatogonie liegt am Grunde der Zelle und zeigt nicht mehr das wandständige Chromatin, sondern eine gleichmäßige Verteilung desselben über den ganzen Kernraum. Die Zahl der auf 5 μ-Schnitten getroffenen Spermatogonien beträgt, wie SCHÄFER angibt, sieben. Meine Präparate zeigen bei einer Schnittdicke von 6 μ sechs bis zehn Spermatogonien in solchen Cysten, die median getroffen waren. Das Plasma der Keimzellen ist fein granuliert.

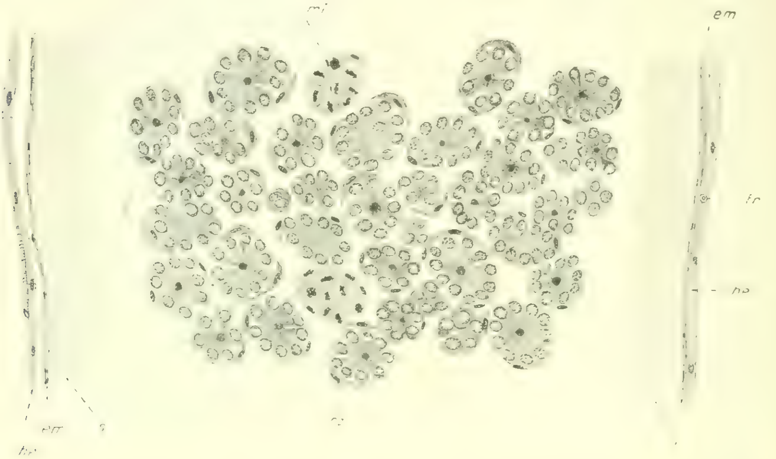


Fig. 53.

Längsschnitt durch den Hoden, 2 mm unterhalb der Spitze, die Spermatogonien haben sich wiederholt geteilt und in Rosetten in den Cysten (cz) angeordnet. Die Hodenwandung mit Secret überzogen (s). Vergr. 300:1.

Diese Spermatogonienrosetten sind nun umgeben von einer Cyste, welche gewöhnlich von zwei Zellen gebildet wird. Die Kerne der Cystenzellen sind länglich oval und liegen in einem Plasmahofe, welcher sich zu feinen Lamellen auszieht, die die Rosetten umfassen. Solche vom Follikelepithel ausgehenden Fäden gehen auch von der einen Cyste auf die benachbarten über, so daß die Cystenzellen ein weitmaschiges Gewebe bilden, in dessen Hohlräume die Spermatogonien in größerer oder kleinerer Anzahl eingelagert sind, derart, daß sie von dem Gewebe ziemlich fest umsponnen werden. Klarer zu erkennen ist dies in Fig. 54, die einen Querschnitt durch den Hoden in der Region der ältesten Spermatogonien wiedergibt. Wie ein Vergleich mit Fig. 51—53 ergibt, sind die Spermatogonien bedeutend kleiner geworden. Sie haben sich noch mehrere Male geteilt, und ihre Zahl beträgt in den einzelnen Cysten 25 und mehr. Bei diesen Teilungen ist der Kern verkleinert worden, aber auch das Plasma wurde auf einen kleinen Hof reduziert, da es nicht Zeit hatte, bei den rasch aufeinanderfolgenden Teilungen sich zu ergänzen. Man vergleiche hierzu die Abbildungen von HENDERSON und SCHÄFER, welche diese Vorgänge näher erläutern. Der charakteristischste Unterschied der Fig. 53 gegenüber liegt in der Anordnung der Spermatogonien: die Rosettenform ist geschwunden und die Zellen liegen regellos in den Cysten verstreut. Teilungfiguren (*mi*), wohl die letzten Teilungen der Spermatogonien, finden sich auch hier noch vor. Die Kerne der Keimzellen weisen hier meist einen oder zwei wandständige Nucleoli auf. Das Chromatin ist oft regellos verteilt, sehr viele Kerne zeigen jedoch noch die wandständige Lagerung desselben.

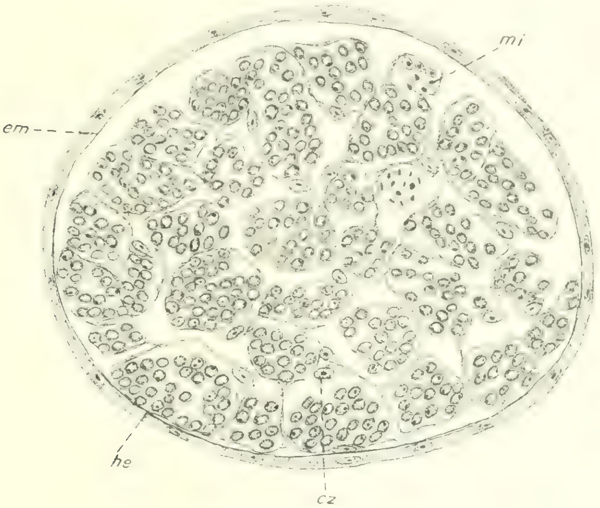


Fig. 54.

Ältere Spermatogonien in großer Anzahl regellos in den Cysten liegend, mit Mitosen. Vergr. 284/1.

Infolge der unregelmäßigen Anordnung der Spermatogonien zeigen auch die Cysten unregelmäßige Formen. Die Kerne der Cystenzellen (*cz*) sind sehr stark herangewachsen und übertreffen im Gegensatz zu den früheren Stadien die Kerne der Keimzellen ganz bedeutend an Größe. Sie sind sehr chromatinreich und besitzen ein deutliches Kernkörperchen. Nachdem durch die vielen Teilungen der Spermatogonien die Samenelemente des Hodens sich stark vermehrt haben, gehen nunmehr die Spermatogonien in die Spermatocyten erster Ordnung über, während die Vermehrung der Spermatogonien weiter ihren Fortgang nimmt.

Für die Darstellung der Spermatocyten erster Ordnung wurde das für diese so charakteristische Synapsisstadium gewählt. Fig. 55 zeigt einen Längsschnitt durch die Spermatocytenregion eines am 5. Mai konservierten Hodens. Das sicherste Kriterium, die Spermatocyten sofort aufzufinden, bildet das Auftreten zahlreicher degenerierender Cysten, besonders im Centrum des Hodenschlauches. Bezüglich der näheren Ausführungen soll hauptsächlich die Arbeit von SCHÄFER berücksichtigt werden, da sich hier einige Abweichungen von den Ausführungen HENDERSONS vorfinden. Die einzelnen Angaben auf ihre Richtigkeit zu prüfen, erachte ich nicht als meine Aufgabe, sondern möchte nur auf die Abweichungen hinweisen, soweit sie für die vorliegende Darstellung in Betracht kommen.

Der Übergang der Spermatogonien in die Spermatocyten ist, rein äußerlich betrachtet, gekennzeichnet durch das starke Heranwachsen der Zellen und besonders ihrer Kerne. Ein Vergleich der Fig. 54 und 55, von denen letztere allerdings etwas stärker vergrößert ist, zeigt deutlich die Größenunterschiede. Die Kerne zeigen in dem dargestellten Synapsisstadium der Spermatocyten (Fig. 55) sehr starke Abweichungen von den Spermatogonienkernen: das Chromatin ist zusammengeballt zu einem fädigen Knäuel, welches an dem einen Pole des Kernes liegt. Der den Kern umgebende Plasmahof ist im Vergleich zum Kern sehr klein und von unregelmäßiger Form. Gewöhnlich liegt dem Pole des Kernes, welcher durch das Chromatinknäuel ausgezeichnet ist, die größere Menge des Plasmas an, so daß die Lage des Kernes eine exzentrische wird. Das fein granulierte Plasma färbt sich sehr wenig mit Eisenhämatoxylin, und da die Spermatocyten in ziemlich großen Abständen voneinander in den Cysten liegen, so erscheinen die mit Spermatocyten erfüllten Schläuche auf Schnitten bedeutend heller als diejenigen, welche Spermatogonien enthalten. Nach SCHÄFER soll in dem Synapsisstadium die Chromatinreduktion erfolgen, während HENDERSON dieselbe in die erste Reifungsteilung verlegt.

Wie schon oben erwähnt, ist die Spermatocytenregion gekennzeichnet durch das Auftreten zahlreicher degenerierender Cysten im Centrum des Hodenschlauches. Es kommen jedoch auch unter den Spermatogonien ganz vereinzelt degenerierende Zellen vor, doch sind diese nur bei genauer Durchsicht zu entdecken, und es handelt sich hier wahrscheinlich um pathologische Prozesse. Ganze degenerierende Spermatogoniencysten waren auf meinen Präparaten nicht zu konstatieren. Dagegen ist aber die Degeneration der central im Hodenschlauch gelegenen Spermatocytencysten von großer Bedeutung für die Ernährung der sich weiter entwickelnden Keimzellen und daher nicht als pathologische Erscheinung anzusprechen, wie auch HENDERSON ausdrücklich betont. Die degenerierenden Cysten (Fig. 55 *dc*) besitzen als Inhalt tief dunkel sich färbende Ballen, welche wie in Vacuolen gebettet erscheinen, da die Spermatocyten infolge der Degeneration stark geschrumpft sind. Bei starker Vergrößerung zeigen diese Ballen auf hellerem Grunde schwarze, meist rundliche Partien, und zwar besonders diejenigen, die in ihrer Degeneration noch nicht sehr weit vorgeschritten sind. Es sind in diesem Falle oft noch die ehemaligen Spermatocytenkerne zu erkennen. Bezüglich der einzelnen Phasen des Degenerationsprocesses sei auf die Angaben von SCHÄFER und besonders HENDERSON verwiesen.

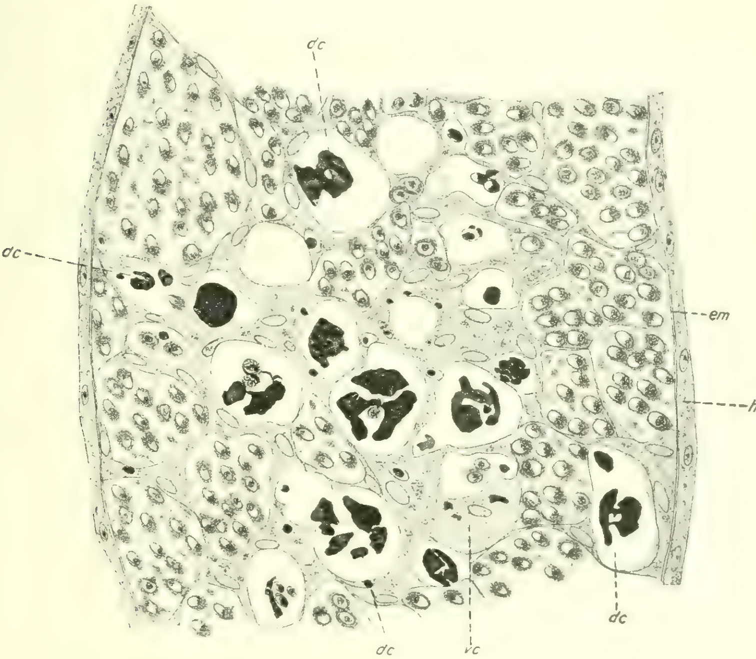


Fig. 55.

Spermatocyten erster Ordnung im Synapsisstadium. Eine große Anzahl der centralen Cysten ist der Degeneration verfallen (*dc*). Vergr. 300/1.

Die Vacuolen im centralen Teile des Hodenschlauches deuten darauf hin, daß die Degenerationsprodukte von den umgebenden Spermatocyten resorbiert werden, und zwar halte ich die Ansicht HENDERSONS, daß die Resorption durch die Cystenzelle und besonders ihre Kerne vermittelt wird, für zutreffend. Fig. 55 zeigt, daß die Cystenzellen bedeutende Ausdehnung erlangen (*vc*), und in ihrem Plasma finden sich auch kleinere Tröpfchen von degenerierter Substanz vor, welche an ihrer dunklen Färbung zu erkennen sind. Es deutet dies alles darauf hin, daß die Cystenzellen die Hohlräume, welche sich infolge der Degenerationserscheinungen bilden, schließen und die Degenerationsprodukte allmählich resorbieren. Inwieweit der Kern der Cystenzelle dabei beteiligt ist, ist schwer zu entscheiden, jedenfalls bestätigen meine Präparate die Angaben HENDERSONS, welcher sagt, daß die Kerne ihr Volumen vergrößern und ihr Chromatin gleichmäßig über ihren ganzen Raum verteilen, sodaß sie Drüsenzellkernen nicht unähnlich erscheinen.

Daß Eintritt und Ausdehnung der Degenerationsvorgänge von den Ernährungsverhältnissen des Tieres abhängen, ist als sehr wahrscheinlich anzusehen. Bei schlechter Ernährung des Käfers dürften mehr Cysten als Nährmaterial der Keimzellen verbraucht werden, und in diesem Falle können auch Cysten, welche an der Peripherie des Hodenschlauches liegen, der Auflösung verfallen (Fig. 55). Anderseits liegen aber mitunter auch zwischen den degenerierenden Cysten normale Cysten, welche dann wohl fast ausschließlich von den Degenerationsprodukten, nicht aber von außen ernährt werden.

Nachdem nun die Spermatocyten unter ständigem Heranwachsen verschiedene, nach der Form des Chromatins zu unterscheidende Stadien durchlaufen haben, treten sie nach SCHÄFER nunmehr in ein Ruhestadium, während dessen der Kern durch eine netzförmige Beschaffenheit seines Chromatins ausgezeichnet ist. Diese Ruheperiode wird von HENDERSON allerdings nicht angenommen.

Um die weitere Entwicklung der Spermatocyten zu verfolgen, ist es erforderlich, Material zu untersuchen, welches nicht vor Ende Juni konserviert wurde. Fig. 56, welche die späteren Entwicklungsstadien der Spermatocyten zeigt, stellt einen Längsschnitt durch einen am 10. Juli konservierten Hoden dar. Der wiedergegebene Schnitt ist insofern ganz besonders günstig, als er außer Spermatocyten erster und zweiter Ordnung auch junge Spermatiden zeigt.

Ein Vergleich mit Fig. 55 läßt erkennen, daß sich das Aussehen der Cysten sehr stark verändert hat. Die Cysten sind bedeutend umfangreicher und ihre Wände viel zarter geworden. Der Hodenschlauch ist straff angefüllt, und die großen Vacuolen des Follikelgewebes sind größtenteils geschwunden. Es ist dies bedingt durch das Heranwachsen und die starke Wucherung der Keimzellen. Wie alle Cysten in Fig. 56 zeigen, haben die Keimzellen ihr Plasma soweit ergänzt, daß die ganze Cyste davon angefüllt ist. Zellgrenzen sind nur undeutlich zu erkennen und zwar besonders in den Cysten, welche zahlreiche Teilungsspindeln aufweisen.

Die Spermatocyten erster Ordnung sind also nunmehr in das Stadium der Reifungsteilungen eingetreten. Über den Verlauf desselben finden sich Abweichungen in den Arbeiten von Henderson und Schäfer. Zunächst ist dem ersteren die V- bzw. Stäbchenform der Centrosomen entgangen. Auch ist Henderson der Ansicht, daß nach der ersten Reifungsteilung ein Ruhestadium der Spermatocyten folgt, charakterisiert durch eine gleichmäßige Verteilung des Chromatins im Zellkern, während Schäfer die Existenz eines Ruhestadiums bestreitet. Meine Präparate zeigen Verhältnisse, welche für die Ansicht Schäfers sprechen, denn auf dem in Fig. 56 abgebildeten Längsschnitt ist neben mehreren Cysten mit zweiten Reifungsteilungen (*2rft*) auch eine mit ersten Reifungsteilungen (c_1) vorhanden, wobei zur Bestimmung derselben die Form der Centrosomen in Rechenschaft gezogen wurde, die nach Schäfer als Kriterium für die Unterscheidung dienen kann. Es zeigt sich hier wieder die Übereinstimmung mit *Cybister*, von dem Voinow sagt: «Chez le *Cybister Roeselii* ont ne peut parler que des spermatocytes de premier ordre, car ce sont les seules, qu'on trouve sur une grande étendue du testicule; les spermatocytes de deuxième ordre n'existent pas isolés et ne représentent qu'un stade des synèses sexuelles. Les deux divisions de maturations se succèdent très vite.» Die Spermatocyte zweiter Ordnung, welche aus der ersten Reifungsteilung hervorgeht, ist also nur ein ganz kurzes Übergangsstadium zwischen den Reifungsteilungen.

Betrachten wir nunmehr einige der in Fig. 56 dargestellten Cysten etwas genauer! Die Cyste c_1 zeigt neben zahlreichen in der Längs- oder Querachse geschnittenen Reifungsspindeln noch einige Spermatocyten erster Ordnung (*sp* 1. *o*), welche noch nicht in Teilung getreten sind und eine deutliche Kernmembran aufweisen. Auf Flächenschnitten durch die Äquatorialplatte der Teilungsfiguren ist die Chromosomenzahl oft deutlich zu erkennen. Es sind nie mehr als 18 Chromosomen, woraus hervor gehen dürfte, daß die Reduktion tatsächlich schon früher, also wohl im Synapsisstadium erfolgt ist. Einzelne von den getroffenen

Spindeln ließen in dieser Cyste die \/-Form der Centrosomen erkennen.

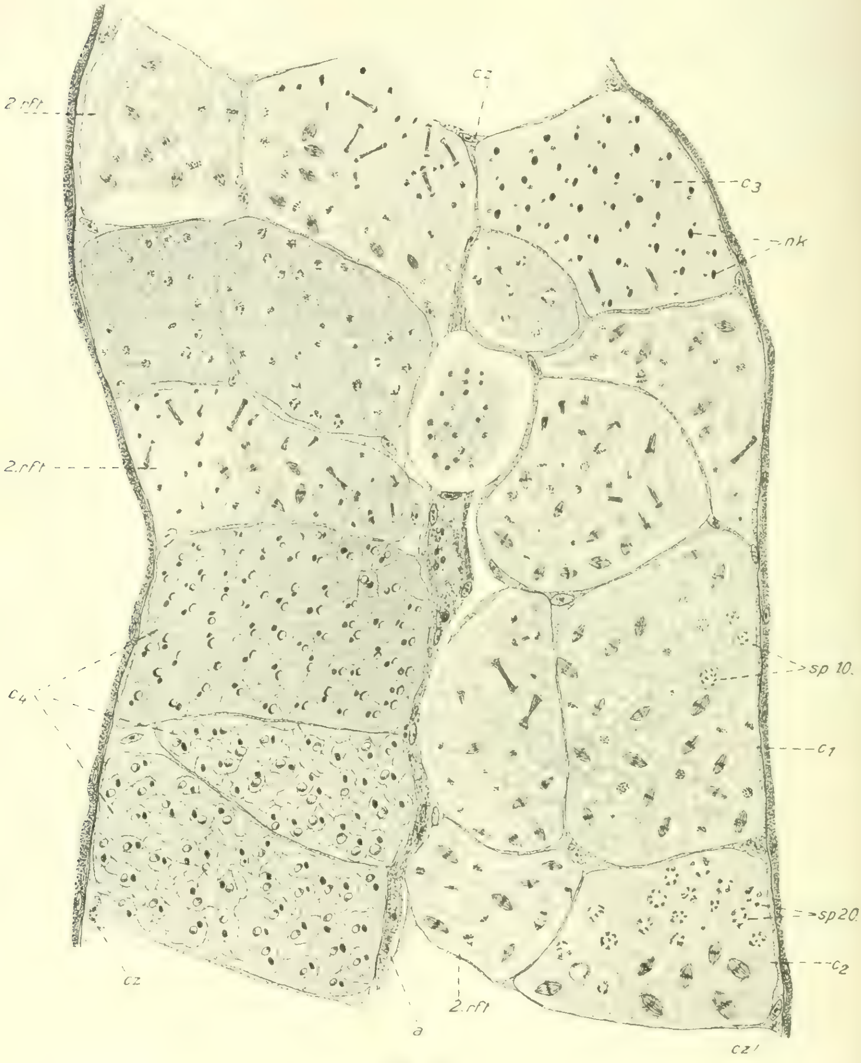


Fig. 56.

Umwandlung der Spermatocyten in Spermatiden. c_1. Cyste mit Spermatocyten erster Ordnung und ersten Reifungsteilungen (*1.rft*). Andre Cysten (c_2) mit Spermatocyten in der zweiten Reifungsteilung (*2.rft*). c_3. Cyste mit sehr jungen Spermatiden; *nk*. Nebenkern; c_4. Cysten mit etwas älteren Spermatiden. Vergr. 216/1.

Aus der ersten Reifungsteilung gehen die Spermatocyten zweiter Ordnung hervor. Ihr Chromatin zeigt oft Tetradenbildung. Die Spermatocyten zweiter Ordnung finden sich im oberen Teile der Cyste c_2. Neben den Spermatocyten liegen wieder mehrere Kernspindeln, welche an der Stäbchenform ihrer Centrosomen als Spindeln der zweiten Reifungsteilung zu erkennen sind. Einen weiteren Fortschritt in der Entwicklung zeigt die Cyste c_3: die Teilungen sind bis auf zwei vollzogen, und die Teilungsprodukte sind an ihrem Nebenkern (*nk*) als junge Spermatiden anzusprechen. Der eigentliche Kern der Spermatide hat sich noch nicht rekonstituiert.

Die Abgrenzungen der jungen Spermatiden gegeneinander sind erst in einem etwas späteren Stadium, welches die Cysten c_4 zeigen, deutlicher zu erkennen. Auch hier tritt der Nebenkern, der sich aus den bei der Beschreibung der Spermatogonienrosetten erwähnten Mitochondrien gebildet hat (vgl. SCHÄFER), sehr stark hervor, während der eigentliche Kern vacuolenhaft aussieht, da sein Chromatingehalt sehr gering ist und sichelförmig der Wandung anliegt. Charakteristisch für die Lage des Nebenkernes ist, daß er meist an der Seite des Spermatidenkernes liegt, welche den Chromatinbelag aufweist.

Es wurde schon oben erwähnt, daß infolge der starken Anschwellung der Cysten die Nährsubstanz, welche vorher (Fig. 55) einen großen Teil des Lumens des Hodens für sich beanspruchte, bis auf eine schmale Achse im Centrum des Schlauches zusammengepreßt ist (Fig. 56 *a*). Dieser »Achse« des Hodens widmet HENDERSON eine längere Betrachtung, doch geht aus seiner Darstellung nicht so recht klar hervor, wie er sich dieselbe entstanden denkt. Vor allen Dingen soll betont werden, daß die Begrenzung der normalen Cysten gegen diese Achse hin meist recht gut zu erkennen ist (Fig. 56). Daß die Achse selbst aus degenerierten Cystenzellen besteht, geht, wie auch HEHNDERSON angibt, ohne weiteres hervor aus den Kernen, die sich in ihr vorfinden. Die stellenweise auftretenden, stark färbbaren Körnchen sind als nicht resorbierte Teile von degenerierten Spermatocyten aufzufassen. Die Entstehung der Achse ist leicht zu verstehen, wenn man Fig. 55 u. 56 vergleicht: während das in den Cystenvacuolen enthaltene Nährmaterial resorbiert wird, wachsen die Spermatocyten stark heran und dehnen ihre Cysten derart, daß das Gewebe der nunmehr leeren Cysten zur Achse zusammengepreßt wird. Diese ist also sozusagen der nicht resorbierte Rest im Ernährungsprozeß der Spermatocyten durch degenerierte Keimzellen.

Die jungen Spermatiden liegen, wie Fig. 56, Cyste c_4 zeigt, gleichmäßig in der ganzen Cyste verteilt und entwickeln sich weiter. Allmählich zeigen sie die Tendenz, sich regelmäßiger zu lagern, und in dem Stadium, welches Fig. 57 zeigt, haben sie sich alle so angeordnet, daß sie mit ihren Köpfen, d. h. dem Abschnitte, der den Kern enthält, der Cystenwandung angelagert sind. Dabei drängen sie sich besonders dicht an der der Peripherie des Hodens zugewandten Seite zusammen, während sie an der centralen Wand nur vereinzelt auftreten, ein Zeichen, daß die Ernährung jetzt hauptsächlich vom Hodenepithel aus erfolgt. Die Schwanzfäden, welche hier schon deutlich zu erkennen sind, strahlen von den Wänden aus und ragen in den hier im Inneren der Cyste auftretenden Hohlraum hinein. Der Kern der Spermatide zeigt hier ungefähr dasselbe Aussehen wie im vorhergehenden Stadium (Fig. 56 c_4), und auch der Nebenkern ist noch deutlich zu erkennen (*nk*). Die Cystenzellen (*cz*) sind noch sehr gut erhalten und zeigen sehr große, chromatinreiche Kerne. Bei der Weiterentwicklung der Spermatiden wird nach Schäfer »der überschüssige Plasmarest, von der sich immer mehr differenzierenden Spermatide abgeworfen . . .; es tritt eine Degeneration und chemische Umsetzung seiner Bestandteile ein, und er wird dann zum Zweck der Ernährung der heranwachsenden Samenelemente auf indirektem Wege wieder resorbiert.«

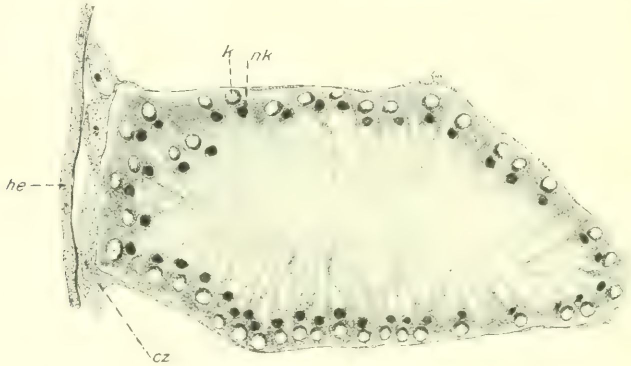


Fig. 57.

Cyste mit reiferen Spermatiden, die einen umfangreichen Nebenkern (*nk*) besitzen und den Schwanzfaden schon ausgebildet haben. Vergr. 364/1.

Auf diese Weise bilden sich die Spermatiden allmählich zu Spermatozoen (Spermien) um, welcher Vorgang aus den angegebenen Gründen in der vorliegenden Arbeit nicht verfolgt werden sollte und einer eignen cytologischen Untersuchung bedurft hätte, wie sie von andrer Seite bereits vorgenommen wurde.

Fig. 58 zeigt eine Cyste, welche fast vollständig ausgebildete Spermatozoen enthält. Die Köpfe derselben sind sämtlich nach der Peripherie des Hodens gerichtet. Die Schwanzfäden sind bereits fertig ausgebildet, nur die Köpfe haben noch nicht die typische langgestreckte Form erhalten, sie sind noch kugelig, mit seitlich aufgesetzter Spitze. Zwischen den Schwanzfäden liegt eine feinkörnige Substanz, die als Rest der durch Umbildung des Plasmas der Spermatiden gebildeten Nährsubstanz aufzufassen ist.

Wenn die Entwicklung weiter geht, werden die Cysten zerstört, d. h. ihre Wände schwinden. Trotzdem bewahren auch die nunmehr freien Spermien ihre charakteristische Lagerung senkrecht zur Längsachse des Hodenschlauches (Fig. 59). Hier kann man auch noch die Reste der ehemaligen Cystenzellen und ihrer Kerne (*ck*) erkennen. Die Spermatozoen sind in Bündeln angeordnet (*sp*), welche dem Inhalt der einzelnen Cysten entsprechen. Da die Schwanzfäden der Spermien meist in Wellenlinien verlaufen, so sind die Bündel oft mehrfach durchschnitten. Neben den im Längsschnitt getroffenen Bündeln treten infolgedessen auch quergeschnittene auf, so daß das Bild ein sehr unregelmäßiges wird. Im centralen Teile des Hodenschlauches treten zuweilen Cystenzellen auf, deren Plasma sich im Stadium einer fettigen Degeneration befindet. Sie fallen sofort auf durch die zahlreichen, tief dunkel sich färbenden Tröpfchen, die in eine bindegewebige Grundmasse gebettet erscheinen (Fig. 59 *ft*). Derartige Degenerationsprodukte sind besonders in solchen Hodenschläuchen zu konstatieren, in denen die letzten Spermatozoen im Begriffe sind, in den Nebenhoden zu

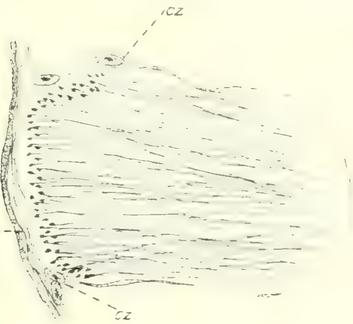


Fig. 58.

Fast ausgereifte Spermien: dem Kopf fehlt noch die langgestreckte Form. Wandung der Cystenzelle (*cz*) teilweise schon geschwunden. Vergr. 216/1.

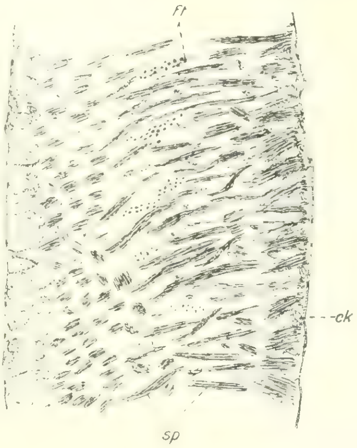


Fig. 59.

Längsschnitt durch den Hodenschlauch mit vielfach durchschnittenen Spermienbündeln (*sp*), Cystenzellkerne teilweise noch erhalten (*ck*). Vergr. 72/1.

wandern. Hoden, in denen die Spermatozoenentwicklung noch in den Anfängen liegt, zeigen meist diese Erscheinung nicht. Es liegt daher nahe, dieses Auftreten der Fetttröpfchen als ein Zeichen von Erschöpfung des Hodens anzusehen, so daß bei der Beschaffung von Nährmaterial auch noch eine weitergehende Zersetzung von Cystenzellen erfolgt.

Mit dem Beginn des Wanderns der Spermatozoen ändert sich das Aussehen des Hodens insofern, als die Spermatozoenbündel sich nunmehr parallel der Längsachse des Hodens einstellen. Von den Cystenzellen kann man dann nur noch verschwindende Reste an der Peripherie des Hodens erkennen.

Die in dem Hoden degenerierten und nicht zugleich resorbierten Substanzen, also der größte Teil der Cystenzellen, bleiben nach dem Austritt der Spermatozoen im Hodenschlauche zurück. Man findet sie daher als leuchtend gelb gefärbte Substanz in dem Winterhoden vor. Durch die nachdrängenden Samenelemente wird sie während der Spermatogenese allmählich abwärts geschoben, und man findet dieses »Corpus luteum« als dicken Pfropf vor den Spermatozoen. Auf Schnitten (Fig. 60 *ds*) erscheint es als undefinierbares Konglomerat von Gewebsfasern mit dazwischen liegenden, mehr oder weniger stark degenerierten Kernen, die mitunter noch einige Ähnlichkeit mit Cystenzellkernen aufweisen. Außerdem sind in die stark vacuolisierte Grundmasse noch tief dunkel gefärbte Körnchen eingelagert, welche teilweise von unregelmäßiger Form, teilweise jedoch kreisrund erscheinen und an die Körnchen erinnern, welche sich, wie beschrieben, oft zwischen den Spermatozoen finden (Fig. 59). Auf die letzteren wird weiter unten (S. 281) nochmals kurz einzugehen sein.

II. Der Speicherungsapparat.

Der Speicherungsapparat des Samens, welcher sich hinsichtlich seiner Funktion in die drei Abschnitte: Vas efferens, Nebenhoden und Vas deferens gliedert, zeigt in seiner feinen Struktur diese Unterschiede weniger, denn das Epithel ist im ganzen Verlaufe dieses Organes ziemlich gleichmäßig ausgebildet. Seine Abgrenzung gegen den Hodenschlauch einerseits und die Anhangsdrüse andrerseits ist jedoch sehr scharf ausgeprägt.

a. Das Vas efferens.

Ein Längschnitt durch den Übergang von Hoden und Vas efferens (Fig. 60) zeigt uns zunächst, daß das Hodenepithel (*he*) in dünner

Schicht das Vas efferens außen überzieht. Innerhalb dieses Epithels liegt die Elastica des Hodens (*em*), gut zu erkennen als kräftige Kontur. Wir haben also hier noch dieselben beiden Schichten, wie sie der Hodenschlauch selbst zeigt. Hierzu tritt aber nach innen weiter ein das Hodenepithel an Höhe übertreffendes Epithel (*ep*). Es ist zunächst sehr flach und steigt allmählich zu seiner normalen Höhe an, wie es das Vas efferens gleichmäßig auskleidet. Zwischen den beiden Epithelien liegt also eine bindegewebige Schicht, welche die direkte Fortsetzung der Elastica des Hodens darstellt. Die Wand des Vas efferens ist hier infolgedessen dreischichtig. Weiter abwärts wird aber das Hodenepithel flacher und schwindet völlig. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß die Bindegewebslage des Leitungsapparates einen andern Charakter als die Elastica des Hodens hat. Denn während letztere eine scharf umgrenzte, selbständige Hülle darstellt, ist die Bindegewebslage des Nebenhodens, und, wie wir sehen werden, auch

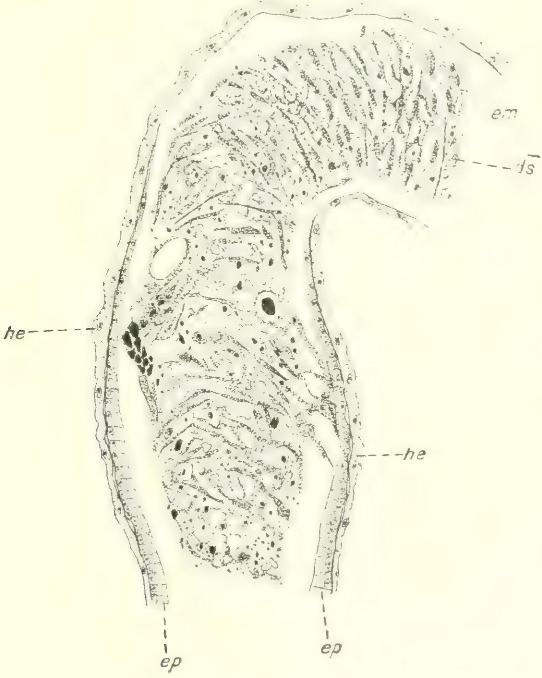


Fig. 60.

Längsschnitt durch den Übergang des Hodens in das Vas efferens. *he*, Hodenepithel; *ep*, Epithel des Vas efferens; *em*, elastische Membran. Lumen mit degenerierter Substanz (*ds*) erfüllt. Vergr. 108/1.

die der übrigen ausleitenden Organe eine vom Epithel nicht zu trennende Schicht, die man als Basalmembran auffassen kann.

Das Epithel des Vas efferens (Fig. 60 *ep*) besteht aus mäßig hohen Zellen mit ziemlich großen Kernen und stark granuliertem Plasma. Von den Zellen wird ein Secret abgesondert, welches man am leeren Schlauche als fädigen Belag des Epithels erkennen kann. Letzteres trat auf allen meinen Schnitten in gleichmäßiger Form auf. Es zeigte nie Schrumpfungen, sondern war stets glatt, ungeachtet ob das Vas efferens mit Spermien gefüllt oder leer war. Daraus geht hervor, daß dieser Abschnitt des Speicherungsapparates wenig elastisch ist und das Epithel sich sehr wenig dehnt. Daher ist auch die Bindegewebslage in bezug auf ihre feinere Struktur am Vas efferens schlecht zu untersuchen. Günstiger für die Untersuchung liegen die Verhältnisse beim Nebenhoden.

b. Der Nebenhoden oder die Epididymis

bildet den zweiten Abschnitt des Speicherungsapparates. Die Bilder, welche Querschnitte durch den Nebenhoden zeigen, können sehr verschieden sein, je nachdem der Schlauch gefüllt oder leer ist. Bei schwach gefülltem Hoden sind die einzelnen Schichten seiner Wandung für die Untersuchung am günstigsten. Eine feste Abgrenzung des Nebenhodens ist auch dann nicht zu finden, wenn man das Schwinden des dem Vas efferens aufgelagerten Hodenepithels berücksichtigt. Es läuft dieses sehr flach aus, so daß man nicht mit Bestimmtheit erkennen kann, wo es sein Ende findet.

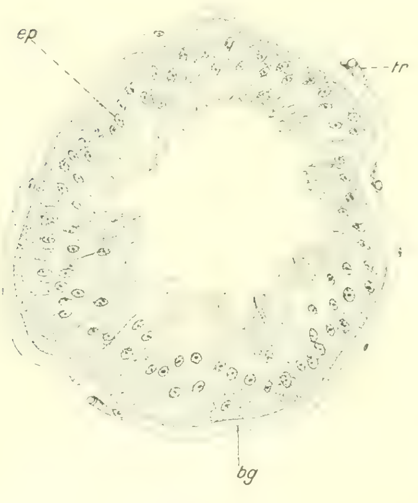


Fig. 61.

Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Nebenhodens. Schlauch stark kontrahiert, Lumen infolgedessen unregelmäßig, *ep*, Epithel; *bg*, Bindegewebslage. Vergr. 300/1.

In dem ersten Abschnitte des Nebenhodens ist die Wandung zweischichtig. Sie wird gebildet von dem Epithel und von der ihm aufgelagerten Bindegewebslage. Fig. 61 zeigt uns diesen Abschnitt des Nebenhodens im kontrahierten Zustande. Infolgedessen erscheint die Bindegewebslage (*bg*) von bedeutender Mächtigkeit, während das Epithel (*ep*) stark zusammen gepreßt ist und eine ausgefranste Oberfläche zeigt. Infolge der starken Pressung erscheint das grobkörnige Plasma der Zellen am Grunde dunkler, d. h. dichter, als in den oberen Teilen der Zellen. Die Kerne zeigen dieselbe Struktur wie im Bereiche des Vas efferens: einen Nucleolus und feinere Chromatinkörnchen, die oft wandständig gelagert sind.

Die Bindegewebslage zeigt vereinzelte runde Kerne. Zahlreiche Tracheen treten an sie heran und durchsetzen sie. Der Nebenhoden ist in diesem Abschnitt von ziemlicher Dehnbarkeit, und, wenn er mit Spermien erfüllt ist, erscheint sein Epithel ganz ähnlich wie es Fig. 62 für den zweiten Abschnitt des Nebenhodens zeigt. Die Zellen sind dann bedeutend niedriger, aber trotzdem noch höher als im Vas efferens, und die Innenfläche des Epithels vollkommen glatt.

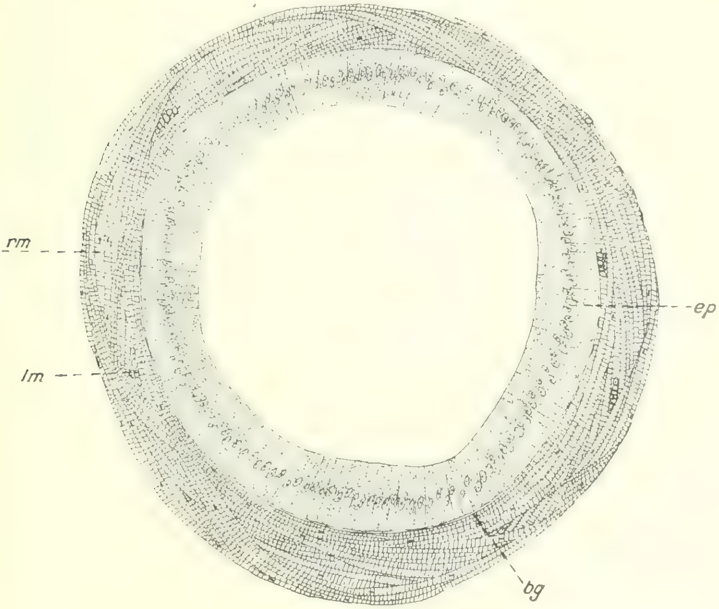


Fig. 62.

Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Nebenhodens (»Samenblase«). Epithel (*ep*) umhüllt von einer dicken Ringmuskulatur (*rm*), zwischen beiden eine dünne Bindegewebslage (*bg*). Vergr. 140/1.

Weiter abwärts tritt zu dem Epithel und der Bindegewebslage am Nebenhoden noch eine äußere Muscularis. Sie besteht fast ausschließlich aus Ringmuskelfasern (Fig. 62 *rm*), ist anfangs äußerst fein und nimmt allmählich an Stärke zu. Eine typische Längsmuskelschicht, wie sie ESCHERICH für *Carabus morbillosus* abbildet, ist hier nicht vorhanden. Wohl zeigen sich zwischen den Ringmuskelfasern vereinzelte quergeschnittene Längsmuskelfasern (Fig. 62 *lm*), doch bilden diese keine geschlossene Schicht. Nach dem Vas deferens hin zeigt die Muscularis beträchtliche Stärke. Die Fasern verlaufen jedoch nicht vollkommen ringförmig, sondern kreuzen sich bündelweise (Fig. 62).

Die Bindegewebslage, welche innerhalb der Muscularis liegt (Fig. 62 *bg*), ist hier sehr fein, da der Schlauch hier nicht stark kontrahiert ist. Die Zellgrenzen des Epithels sind ziemlich gut zu erkennen. Das Epithel stellt hier ein ausgesprochenes Cylinderepithel dar, und die Kerne liegen im mittleren Teile der Zellen. Bei straff angefülltem Schlauche wird das Epithel in diesem Abschnitte des Nebenhodens noch viel stärker gedehnt, so daß es ganz flach erscheint. Zellgrenzen sind in solchen Fällen nicht mehr zu erkennen, und selbst die Kerne können nur bei sehr genauer Durchsicht gefunden werden. Dieser Teil des Nebenhodens ist der eigentliche Sammelbehälter des Samens, in seiner Funktion begünstigt durch die enorme Elastizität seiner Wandung. Er bildet einen vollkommenen Ersatz für die bei andern Insekten auftretende Samenblase.

Das Epithel des Vas efferens und der Epididymis besitzt durchweg secernierende Funktion. Besonders in den leeren Schläuchen ist das Secret als fädiger oder körniger Belag der Zellen zu erkennen. Sehr stark ist die Secretion im Vas efferens und dem daran sich anschließenden Teile des Nebenhodens. Diese Abschnitte haben also die Aufgabe der mesodermalen Anhangsdrüse oder Mesadenie (nach Escherich) zu erfüllen. Das abgesonderte Secret zeigt sich gegen Farbstoffe ziemlich indifferent und färbt sich z. B. mit Eisenhämatoxylin nur sehr schwach.

c. Das Vas deferens

unterscheidet sich in seiner Struktur nur wenig von dem letzten Abschnitte des Nebenhodens. Seine Muscularis ist jedoch von bedeutenderer Mächtigkeit (Fig. 63 *rm*), und die einzelnen Bündel sind sehr stark gekreuzt. Kurz vor der Mündung des Vas deferens in die Ectadenie (Fig. 64) bildet sie einen starken Sphincter, dessen Aufgabe es ist, den Spermaaustritt zu verhindern. Der mächtigen Muscularis gegenüber tritt das Lumen des Vas deferens sehr zurück (Fig. 63). Die Bindegewebslage (*bg*) zeigt infolge der starken Kontraktion wieder bedeutende Mächtigkeit. Das Epithel (*ep*) ist stark zusammengepreßt, so daß stellenweise die Zellen keulenförmig geworden sind und als

Wülste in das Lumen hineinragen. Die Zellgrenzen sind aber trotzdem zu erkennen. Auch hier zeigen die Zellen noch secretorische Funktion, so daß also das Epithel des ganzen Speicherungsapparates gleichwertig erscheint.

Es war im Vorhergehenden schon öfters Gelegenheit, auf den Inhalt des Speicherungsapparates Bezug zu nehmen. Dieser Apparat ist jedoch auch für die Genese der männlichen Keimzellen von Bedeutung, denn mit dem Freiwerden und Wandern der Spermatozoen in den Nebenhoden ist deren Entwicklung noch nicht beendet. Es treten im Nebenhoden vielmehr noch jene interessanten Copulationsstadien auf, die für *Dytiscus* zuerst von Ballowitz und Auerbach gesehen und beschrieben wurden. Dieselben Vorgänge konnte Ballowitz auch bei verwandten Formen (*Hydaticus*, *Acilius*, *Colymbetes* und *Graphoderes*) konstatieren, und es sollen hier kurz die Resultate der Untersuchungen dieses Autors, soweit sie sich auf *Dytiscus marginalis* beziehen, angefügt werden.

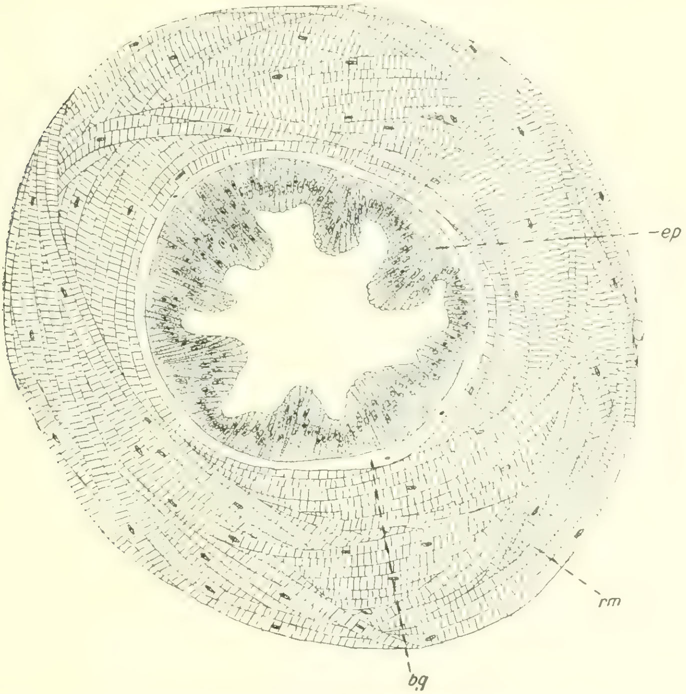


Fig. 63.

Querschnitt durch das Vas deferens, stark kontrahiert, dem Epithel (*ep*) aufgelagert eine bedeutende Schicht Bindegewebe (*bg*) und weiter eine mächtige Ringmuskulatur (*rm*). Vergr. 216/1.

Die Spermatozoen, welche den Hoden verlassen und in die Epididymis wandern, haben ihre definitive Form erlangt. Die Spermie hat eine Länge von etwa 1,06 mm, wovon 0,011 mm auf den Kopf entfallen. Der erste Abschnitt der Geißel ist in der Länge von 0,08—0,09 mm abgeplattet, breiter als das Endstück, und trägt einen Flimmersaum. Der Kopf des Spermatozoons ist schmal, lang, nach vorn spitz zulaufend und trägt einen feinen Randsaum. An seinem Hinterende trägt er einen borstenförmigen Widerhaken (Fig. 65 *a* u. *b*, *wh*, nach BALLOWITZ). Die Köpfe der copulierenden Spermien liegen mit zwei Flächen aufeinander, wobei die Widerhaken sich kreuzen und verklammern. Dabei ist auch noch Kittsubstanz vorhanden, welche die Köpfe verklebt und als helle Kontur zwischen ihnen zu erkennen ist (Fig. 65 *b*). Diese Kittsubstanz wird vermutlich geliefert von dem Spitzenknopf, welcher anfangs den copulierten Köpfen aufsitzt und allmählich schwindet. Die Doppelspermatozoen sind zu vergleichen mit den »Spermatozeugmen« der Heuschrecken und haben vielleicht die Bedeutung, eine

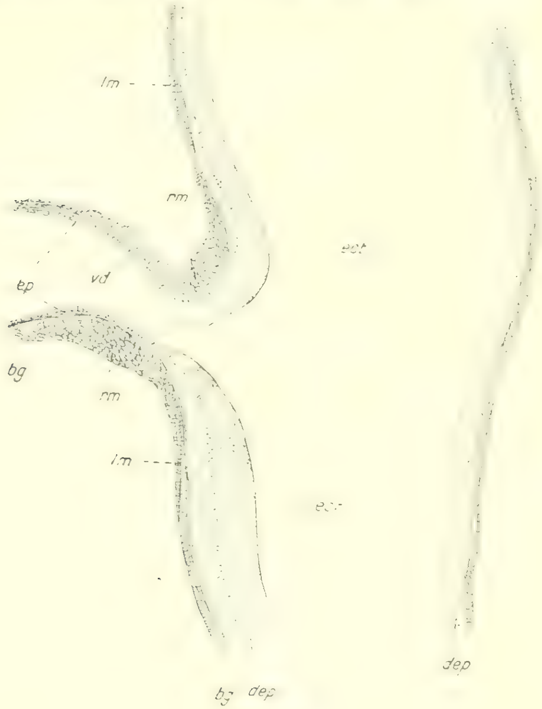


Fig. 64.

Die Mündung des Vas deferens (*vd*) in die Ectadenie (*ect*). *ep*, Epithel des Vas deferens; *dep*, Epithel der Ectadenie. Vergr. 46/1.

größere Beweglichkeit zu erzielen. An den Spermien kann man vor und nach der Copulation keine morphologischen Unterschiede wahrnehmen.

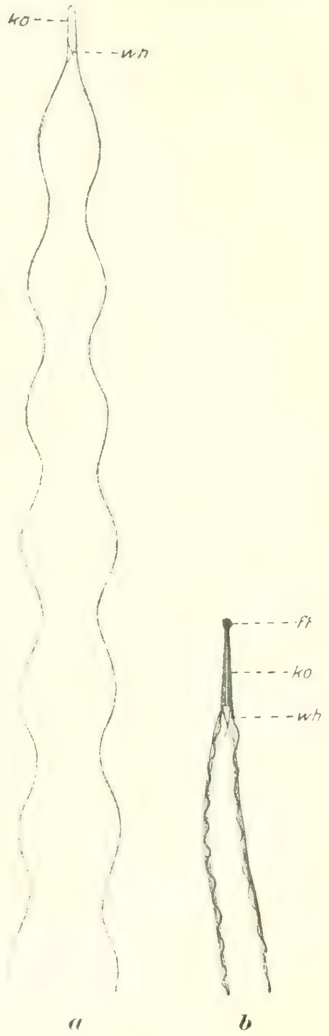


Fig. 65.

a) Doppelspermatozoon (Spermosyszygie) aus dem Vas deferens, frisch in physiologischer Kochsalzlösung, die copulierenden Köpfe von der Fläche gesehen (nach Ballowitz). — *b*) Köpfe (*ko*) und vordere Geißelenden eines Doppelspermatozoons von der Kante gesehen. An der Spitze der Köpfe intensiv gefärbtes Kügelchen (*ft*). Helle Linie zwischen beiden Köpfen. (Kombiniert nach Ballowitz).

Bezüglich des Vorkommens der Doppelspermatozoen kann ich die Angaben von Ballowitz bestätigen. Sie finden sich sowohl im Nebenhoden als auch im Receptaculum des Weibchens.

3. Die Anhangsdrüsen.

Die Anhangsdrüsen sind nach Escherich dem ectodermalen Abschnitte des männlichen Genitalapparates zuzurechnen. Er bezeichnet sie daher als Ectadenien. Als Beweis für die ectodermale Natur dieser Drüsen ist die chitinöse Intima derselben anzusehen. Auf Querschnitten durch den Drüsenschlauch ist jedoch die chitinöse Intima auch mit starken Vergrößerungen nicht als solche zu erkennen. Bei Macerationen der Drüse durch Kalilauge bleibt aber ein zarthäutiger, heller Schlauch zurück, der auch bei wochenlangem Liegen in Kalilauge nicht aufgelöst wird. Es handelt sich hier ohne Zweifel um die Intima der Drüse, und mit deren Vorhandensein würde dann der ectodermale Ursprung dieses Organs erwiesen sein.

Abgesehen von geringen Modifikationen weist die Anhangsdrüse durchweg gleichmäßige Struktur auf. Ihre Wandung besteht aus drei Schichten, die überall deutlich zu erkennen sind (Fig. 64, 66—68). Die äußerste Schicht wird gebildet von zwei bis drei Lagen ziemlich feiner Längsmuskelfasern, welche dem Drüsenschlauche dicht anliegen und seiner Achse vollkommen parallel verlaufen (Fig. 68 *lm*). Sie überzieht die blinden Enden und springt hier als sehr feiner Strang von dem einen Schlauch auf den andern über (Fig. 36 *ms*).

Nach innen von dieser Muscularis liegt nunmehr eine ziemlich feine Bindegewebsschicht (Fig. 66—68 *bg*). Sie umzieht in gleichmäßiger Stärke den ganzen Drüsenschlauch. In sie eingelagert sind feinste Ringmuskelfasern (Fig. 68 rm_1), welche in ziemlich gleichen Abständen aufeinander folgen, den Reifen eines Fasses zu vergleichen. Wegen ihrer außerordentlichen Feinheit sind sie leicht zu übersehen, besonders auf Querschnitten durch die Drüse. Auf Längsschnitten durch die Ectadenie treten sie dagegen besonders bei Anwendung von VAN GIESONscher Färbemethode ziemlich deutlich hervor als gelbe Punkte in dem rot gefärbten Bindegewebe. Auffallenderweise finden sich in der Literatur nirgends Angaben von dem Auftreten von Ringmuskulatur im Innern der Bindegewebsschicht. Auch BORDAS beschreibt nichts Derartiges, obwohl er *Dytiscus circumcinctus* untersucht hat, und dieser nahe Verwandte doch wohl dieselben Verhältnisse zeigen dürfte wie *Dytiscus marginalis*. Dieser Autor bezeichnet jedoch bei *Colymbetes* eine Schicht als Ringmuskulatur, während er die derselben der Lage nach entsprechende Schicht bei *Broscus* als bindegewebige Basalmembran anspricht. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß es sich,

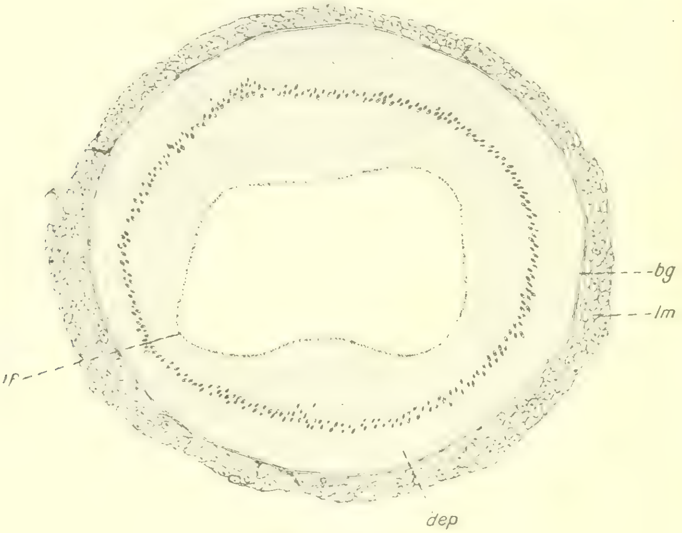


Fig. 66.

Querschnitt durch die Ectadenie: innen das hohe Drüsenepithel (*dep*) mit der Längsfurche (*lf*). Außen die Bindegewebslage (*bg*) und die Längsmuskulatur (*lm*). Vergr. 108/1.

wenigstens bei *Colymbetes*, um eine von Ringmuskulatur durchsetzte Bindegewebsschicht handelt. Nach ESCHERICH liegt bei *Carabus morbillosus* innerhalb der Längsmuskulatur eine feine Bindegewebslage und weiter darauf folgend eine nach der gegebenen Abbildung ziemlich starke Ringmuskulatur. Bindegewebe und Ringmuskulatur sind also hier vorhanden, jedoch in zwei Schichten getrennt angeordnet.

Die innere, das Lumen auskleidende Schicht bildet nun das Drüsenepithel (Fig. 64, 66—68 *dep*). Es ist dieses ein sehr hohes Cylinderepithel, dessen Zellen stellenweise die Höhe von 520 μ erreichen (Fig. 67). Dabei sind sie aber äußerst schmal, nur 7 μ im Durchmesser haltend, so daß man auf 7.5 μ-Schnitten schon keine Zellgrenzen mehr erkennen kann, während sie bei einer Schnittdicke von 4—5 μ sehr deutlich zu erkennen sind. Die Kerne des Drüsenepithels sind sehr klein. Sie liegen in der Mitte der Zellen, der Basis etwas genähert (Fig. 66). Das Zellplasma ist sehr fein granuliert und von gleichmäßiger Verteilung, wie dies bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin-DELAFIELD und Eosin zu erkennen ist. Nur rings um das Lumen ist die Körnung etwas dichter (Fig. 66 u. 67). Das mit FLEMMINGschem Gemisch konservierte und mit Eisenhämatoxylin gefärbte Material erwies sich für die Untersuchung unbrauchbar wegen der sehr ungleichmäßigen Färbung des Epithels.

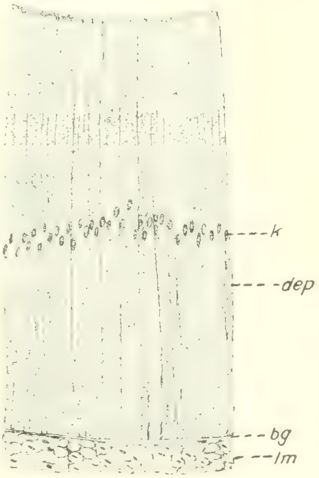


Fig. 67.

Teil eines Querschnittes durch die Ectadene sonst wie Fig. 66. Vergr. 140/1.

Das Drüsenepithel weist in seiner ganzen Ausdehnung ein gleichmäßiges Aussehen auf, nur die Höhe der Zellen ist Abweichungen unterworfen. So sind sie an den blinden Enden und noch $^3/_4$ cm weiter abwärts weniger hoch, und das Lumen ist entsprechend weiter. Daher erscheint auch die Drüse in diesem Abschnitte durchsichtiger. Die beiden kugeligen Verdickungen, welche sich daran anschließen (vgl. Fig. 36), zeigen außer der unregelmäßigen Höhe des Epithels ebenfalls keine Abweichungen.

Das Lumen ist durchweg von unregelmäßiger Form, bedingt durch die wechselnde Höhe des Epithels. Es zeigt konstant eine einseitige Ausbuchtung (Fig. 66 *lf*), welche als Längsfurche durch den ganzen

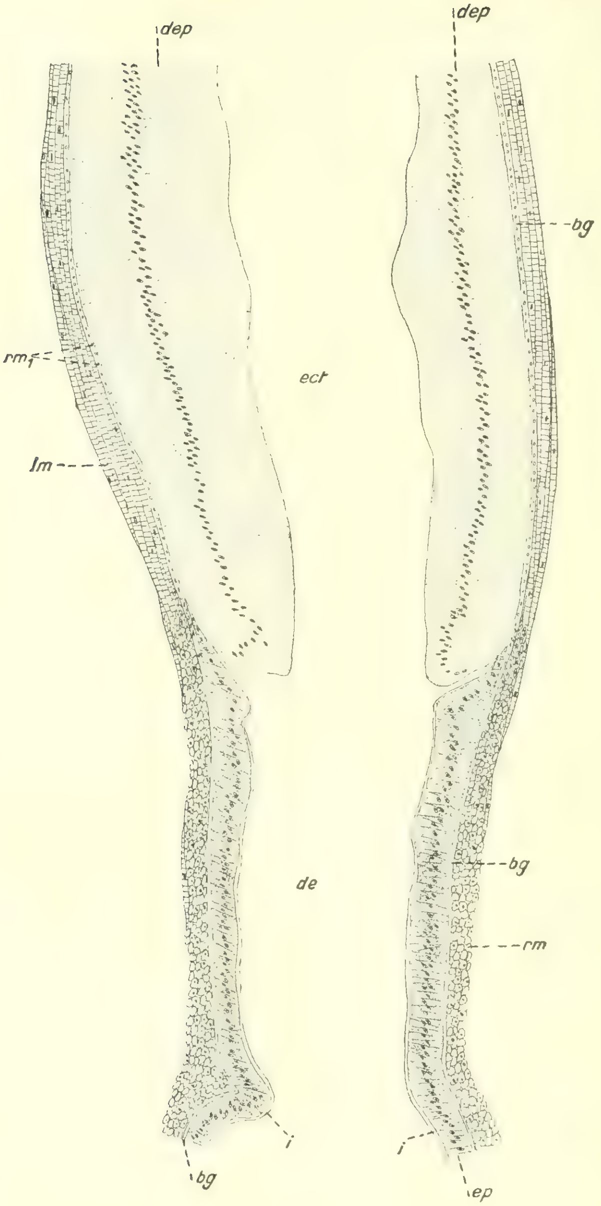

dep
dep
bg
rm_1
lm
ect
de
bg
rm
i
i
bg
ep

Fig. 68.

Längsschnitt durch den Übergang der Ectadenie (*ect*) in den Ductus ejaculatorius (*de*). Epithel des letzteren (*ep*) mit deutlicher Intima (*i*), Bindegewebslage der Ectadenie (*bg*) von feinen Ringmuskelfasern (rm_1) durchsetzt. Vergr. 88/1.

Drüsenschlauch verläuft. An dieser Rinne sind die Zellen des Epithels kaum höher als 100 μ. Die Höhe schwankt also zwischen 100 und 520 μ! Auch auf Längsschnitten durch die Drüse erscheint das Epithel unregelmäßig gewellt, wie Fig. 68 zeigt.

Im allgemeinen stimmen diese Verhältnisse überein mit den Angaben, die sich in der Literatur über die Ectadenien finden. Die von Escherich für *Carabus morbillosus* beschriebenen Regenerationszellen des Epithels fehlen bei *Dytiscus marginalis*. Ebenso war auf meinen Präparaten ein Stäbchensaum nicht zu konstatieren.

Das von den Ectadenien gebildete Drüsensecret zeigt gegen Hämatoxylin eine sehr verschiedene Farbstoffaufnahme. An den blinden Enden der Drüse erscheint es ziemlich hyalin und nimmt wenig Farbe an, während es weiter abwärts und zwar besonders im centralen Teile des Lumens grobkörniger ist und sich ziemlich stark färbt.

Es sei hier nochmals auf die Mündung des Vas deferens in die Ectadenie hingewiesen. Wie aus Längsschnitten durch diese Teile hervorgeht (Fig. 64), kann kein Zweifel bestehen, daß tatsächlich die Spermien beim Austritt aus dem Samenleiter in die Ectadenien gelangen, denn unterhalb dieser Mündungsstelle zeigt das Epithel dieselbe Struktur, wie wir sie für die Ectadenie soeben kennen lernten. Auch ist es nicht denkbar, daß zwischen der Ectadenie, die ectodermalen Ursprungs ist, und dem ebenfalls ectodermalen Ductus ejaculatorius ein mesodermaler Abschnitt des Vas deferens eingeschaltet ist. Das Epithel der Drüse (*dep*) setzt sich, allmählich flacher werdend, an das Epithel des Samenleiters (*ep*) an, und ebenso geht die Bindegewebsschicht der Drüse (*bg*) in diejenige des Samenleiters über. Die Ringmuskulatur des Vas deferens (*rm*) schließt sich an die Längsmuskulatur (*lm*) der Drüse an. Auffallend ist, daß der Sphincter des Samenleiters sich besonders auf der in Fig. 64 oberen Wandung sehr dicht an die Drüse anlegt und an ihr etwas hinauf zieht, so daß bei seiner Kontraktion das Drüsenepithel, weniger das Epithel des Samenleiters zum Verschluß zusammengepreßt wird. Es handelt sich hier nicht um eine zufällige Verzerrung, denn verschiedene Präparate zeigten diese Lage des Sphincters.

Der Grund, warum der Samenleiter in die Anhangsdrüse mündet, ist jedenfalls darin zu suchen, daß dieser Teil der Ectadenie für die Bildung der Spermatophoren in Betracht kommt, von denen zwei, also aus jeder Ectadenie eins, bei der Copulation übertragen werden, wie die Untersuchungen von Blunck ergeben haben.

4. Der Leitungsapparat.

Der Leitungsapparat wird gebildet von dem Ductus ejaculatorius. Er ist, äußerlich genommen, als unpaarer Schlauch aufzufassen, welcher die Produkte der beiden Hoden und Ectadenien nach außen leitet. Eine genauere Untersuchung läßt aber erkennen, daß der Ductus in seinem vorderen Teile ein paariges Organ ist, welches nach allerdings nur kurzem Verlaufe in den unpaaren Schlauch übergeht. Diese Paarigkeit ist dadurch bedingt, daß die Ectadenien sich nur äußerlich miteinander vereinigen (Fig. 37), ihre Lumina jedoch getrennt in den Ductus übergehen. Fig. 68 zeigt den Übergang einer Ectadenie in den Ductus im Sagittalschnitte. Das Drüsenepithel (*dep*), ausgezeichnet durch seine Höhe, hört plötzlich auf, und seine Ecken ragen weit in das Lumen hinein. Das neu auftretende Epithel des Ductus (*ep*), welches eine deutliche chitinöse Intima (*i*) besitzt, ist bedeutend niedriger und schiebt sich keilförmig unter das Drüsenepithel. Die Bindegewebslage der Ectadenie (*bg*) setzt sich auf den Ductus fort, jedoch fehlen ihr, hier die Ringmuskelfasern. Diese sind auch überflüssig geworden, denn die Längsmuskulatur der Ectadenie (*lm*) wird am Ductus ersetzt

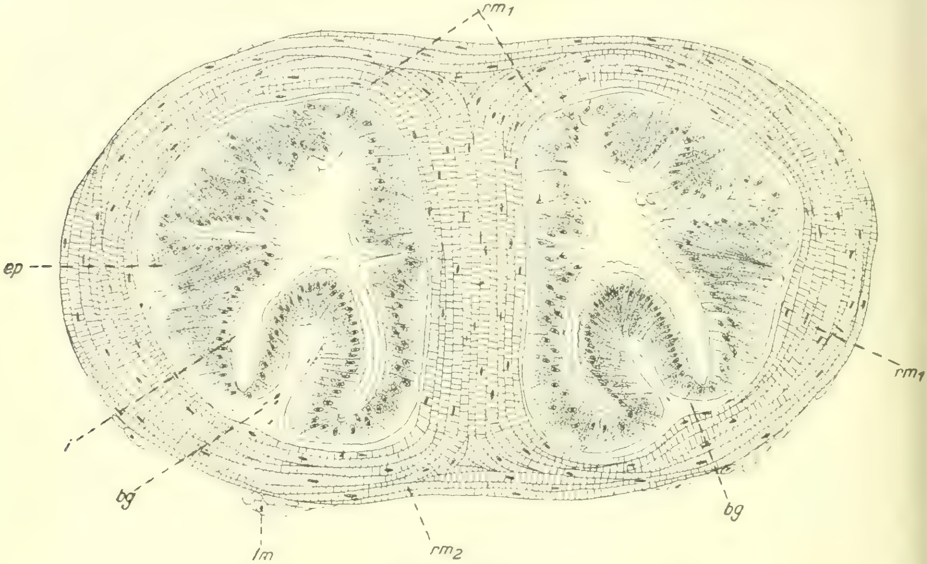


Fig. 69.

Querschnitt durch den paarigen Teil des Ductus ejaculatorius. Epithel (*ep*) mit starken Wülsten. Ihm aufgelagert eine starke Bindegewebslage (*bg*). Außen Ringmuskulatur (*rm*) mit vereinzelten Längsmuskelfasern (*lm*). Vergr. 140/1.

durch eine mehrschichtige Ringmuskulatur (*rm*). Ectadenie und Ductus ejaculatorius sind also in allen drei Schichten ihrer Wandung scharf gegeneinander abgesetzt.

Die Fig. 69 zeigt uns einen Querschnitt durch den paarigen Teil des Ductus. Ein Vergleich dieses Schnittes mit den Fig. 71 und 73 zeigt ohne weiteres die große Übereinstimmung der Struktur dieser Schläuche und läßt keinen Zweifel aufkommen, daß man den paarigen Abschnitt dem Ductus zurechnen muß.

Das den Ductus auskleidende Epithel (Fig. 69—73 *ep*) besteht aus Zellen, deren Form infolge der starken Faltung des Epithels sehr verschieden ist. Während an einigen Stellen, wo das Epithel niedrig ist, die Zellen kurz und breit erscheinen, sind sie an andern Stellen typische Cylinderzellen. In den starken Falten jedoch (Fig. 70) sind sie derart zusammengepreßt, daß sie lange, keulenförmige Form angenommen haben. An der Basis sind sie dann gewöhnlich so schmal, daß sie büschelförmig von einem Punkte auszustrahlen pflegen (Fig. 70 rechts). Am Grunde der Epithelwülste haben sich oft zwischen den Zellen Zwischenräume gebildet. Die Zellen sitzen also gestielt der Basalmembran (*bm*) auf. Diese ist meist gegen das Epithel nicht scharf begrenzt, an ihrer hyalinen Struktur jedoch unschwer zu erkennen.

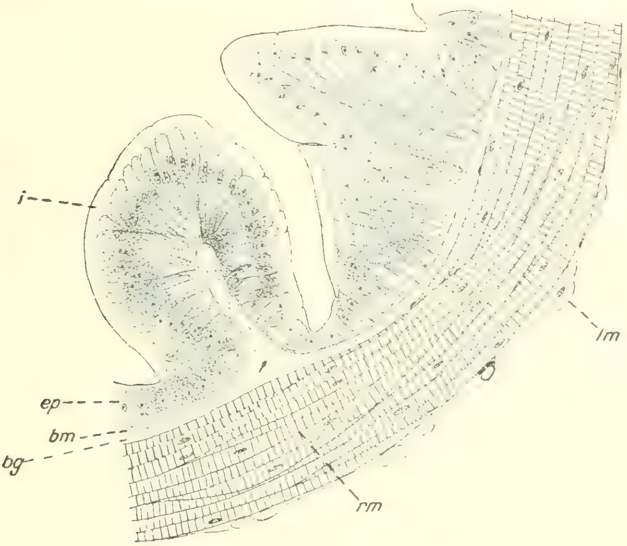


Fig. 70.

Zeigt die Epithelwülste (vgl. Fig. 69) stärker vergrößert. Keulenform der Epithelzellen, die auf einer feinen Basalmembran (*bm*) aufsitzen. Vergr. 250/1.

Die Kerne liegen gewöhnlich nahe der Spitze der Zellen und haben meist ein oder zwei Kernkörperchen. Das Plasma der Zellen ist fein granuliert; an der Basis und Spitze der Zellen erscheint die Granulation weniger dicht als im mittleren Teile (Fig. 70). Das Epithel ist überzogen von einer starken chitinösen Intima (*i*). Bordas konstatiert in seinen «conclusions» ausdrücklich, «que l'intima chitineuse n'est pas un produit de sécrétion cellulaire, comme on pourrait le croire, mais bien un différenciation de la région cytoplasmique interne de l'assise chitinogène». Bei *Dytiscus* ist jedoch die Begrenzung der Zellen gegen das Chitin hin eine sehr deutliche und Übergänge nicht zu konstatieren, so daß die Auffassung von Bordas hier kaum zutreffen dürfte, sondern das Chitin wohl doch ein Secretionsprodukt der Zellen ist.

Die epithelialen Falten des Ductus ejaculatorius zeigen in ihrer Form eine auffallende Regelmäßigkeit, wie ein Vergleich der Fig. 69, 71 und 73 zeigt. In dem paarigen Abschnitte (Fig. 69) bildet der eine Schlauch das genaue Spiegelbild des andern. Ebenso zeigen die Fig. 71 und 73, daß die beiden Hälften fast genau symmetrisch sind. Das Zusammenfalten des Epithels erfolgt demnach stets auf dieselbe Art und Weise. Es soll noch hervorgehoben werden, daß die Fig. 73 auffallende Ähnlichkeit mit dem von Bordas gegebenen, allerdings nur teilweise ausgeführten Querschnitte durch den Ductus ejaculatorius von *Broscus cephalotes* besitzt.

Das Epithel überzieht außen eine Bindegewebsschicht (Fig. 69 bis 73 *bg*) von wechselnder Dicke. An den Epithelwülsten ist sie bedeutend stärker als an den übrigen Stellen, ein Beweis, daß sie bei erweitertem Lumen das Epithel nur als sehr dünne Schicht umgibt. Das Bindegewebe zeigt stellenweise fädige Struktur und besitzt sehr kleine Kerne, die sich vereinzelt in ihm vorfinden.

Die Muscularis des Ductus ejaculatorius wird gebildet von einer bedeutenden Schicht Ringmuskulatur (Fig. 69—73 *rm*), der außen stellenweise einige Längsmuskelfasern (*lm*) aufliegen. Sie ist von ziemlich gleicher Stärke im ganzen Verlaufe des Ductus. Der Querschnitt durch den paarigen Abschnitt des Ausführungsganges (Fig. 69) zeigt, daß die inneren Lagen der Ringmuskulatur (rm_1) die Schläuche einzeln rings umfassen, während die äußeren Fasern (rm_2) den paarigen Ductus gemeinsam umziehen und auf diese Weise die beiden Schläuche fest miteinander verbinden. Dadurch wird äußerlich der Eindruck eines unpaaren Organes erzielt. An der Stelle nun, wo die beiden Lumina verschmelzen, muß diese innere trennende Muscularis schwinden. Die Vereinigung der beiden Schläuche wird erläutert durch Fig. 71 und 72.

Legt man eine Serie von Querschnitten durch den paarigen Abschnitt des Ductus, so kommt man abwärts schließlich an eine Stelle, wo die Muscularis zwischen den Lumina geschwunden ist und an ihrer Stelle sich eine breite chitinöse Einlagerung (Fig. 71 *cb*) quer durch den Ductus erstreckt. Es ist dies der Punkt, wo die bei der Beschreibung der Morphologie des Geschlechtsapparates erwähnte Reuse in den Ductus eingelagert ist (vgl. Fig. 37). Die Querschnitte, welche weiter abwärts folgen, zeigen nunmehr ein einheitliches Lumen, ausgezeichnet durch ein Paar äußerst starker, epithelialer Wülste (Fig. 73), durch welche das Lumen bis auf einen geringen Raum ausgefüllt wird.

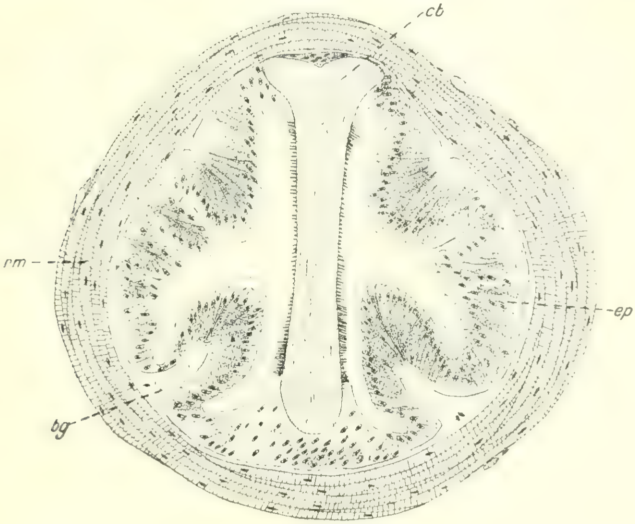


Fig. 71.

Querschnitt durch den Ductus ejaculatorius in der Höhe der Reuse (*cb*), sonst wie Fig. 69. Vergr. 118/1.

Betrachten wir nunmehr die Fig. 72, welche einen Sagittalschnitt durch den Ductus darstellt. Da die Reuse (*cb*), auf die es hier ankommt, in dorso-ventraler Richtung im Ausführungsgange liegt, so ist sie hier im Längsschnitt getroffen und ihre Form gut zu erkennen. Ebenso ist die die beiden Lumina trennende Ringmuskulatur (rm_1) längs geschnitten, während die äußeren Lagen (rm_2), welche die beiden Schläuche verbinden (vgl. Fig. 69), naturgemäß quer getroffen sind. Im unteren Teile zeigt Fig. 72 das Lumen des anschließenden unpaaren Abschnittes des Ausführungsganges. Die Reuse (*cb*) bildet also, wie aus Fig. 71 und 72 hervorgeht, den letzten Abschnit der die beiden Lumina des paarigen Ductus trennenden Wand. Sie ist ein ziemlich breiter Chitinbogen (Fig. 71), dessen Enden spitz zulaufen. In seinem mittleren Teile ist er mit langen Chitinborsten besetzt, die membranellenähnlich zu Büscheln vereinigt in das Lumen hineinragen, so eine Art Reuse bildend. — Da sie etwas seitlich abstehen, liegen sie nicht ganz in der Schnittebene der Fig. 72, hätten also etwa in der Mitte durchschnitten sein müssen. Um Abbildungen zu sparen, wurden sie aber nach den folgenden Schnitten ergänzt und in Fig. 72 in ihrer ganzen Länge eingezeichnet. — Während das Mittelstück des Bogens quer durch den Ductus hindurchzieht, liegen die beiden Enden, von denen das dorsale (Fig. 72 links) die größere Länge hat, der Wand des Ductus innen auf. Wie aus Fig. 72 hervorgeht, ist dieser Apparat als lokale Verdickung der chitinösen Intima (*i*) des Ausführungsganges aufzufassen. Er wird

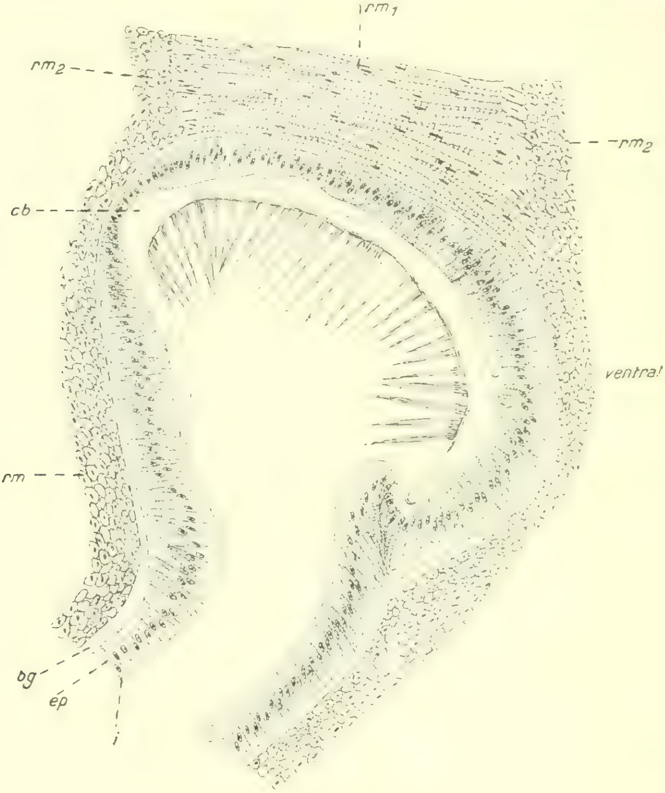


Fig. 72.

Sagittaler Längsschnitt durch den Ductus mit der Reuse (*cb*). Oben ist die muskulöse Scheidewand des paarigen Ductus (vgl. Fig. 69) getroffen. Vergr. 108/1.

überzogen von dem Epithel (*ep*) des Ductus und weiter auch von der Bindegewebslage (*bg*), und hieran schließt sich nun aufwärts die Ringmuskulatur (rm_1).

Die chitinöse Einlagerung, wie wir sie soeben kennen lernten, kommt nach den Literaturangaben auch bei andern Familien vor. So findet sie sich nach Bordas auch bei *Ophonus ruficornis*, doch wird sie nicht näher beschrieben. Welche Bedeutung diesem Apparate beizumessen ist, ist schwer zu sagen. Vielleicht ist er als Verschluß des Ductus anzusprechen, welcher das Secret der Ectadenien am Austritt verhindern soll. Da das Drüsensecret ziemlich zähflüssig ist, so wird der reusenartige Verschluß genügen, um es zurückzuhalten. In der Tat ist mitunter ein Secretpfropf oberhalb der Reuse zu finden, während der Ausführungsgang weiter abwärts leer ist.

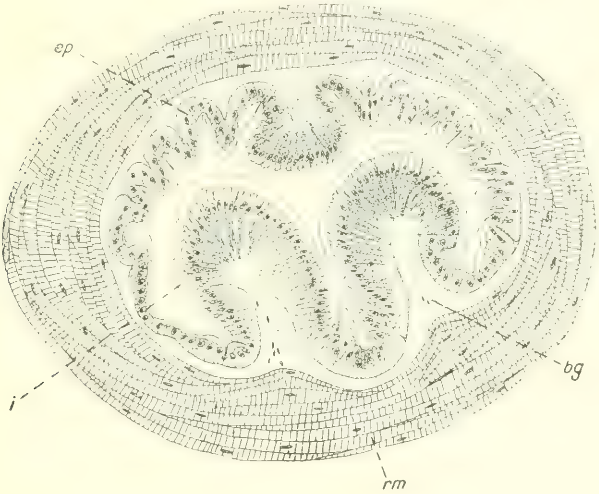


Fig. 73.

Querschnitt durch den unpaaren Abschnitt des Ductus. Epithel (*ep*) mit zwei besonders starken Wülsten und Intima (*i*). Ihm aufgelagert eine Bindegewebslage (*bg*) und außen eine starke Ringmuskulatur. Vergr. 140/1.

5. Die Drüsen des Präputiums[1].

Wir sahen bei der Beschreibung des Copulationsapparates, daß dem Präputium an verschiedenen Stellen Drüsenpakete aufgelagert sind. Die Drüsenzellen besitzen stets dieselbe Form, und Fig. 74 zeigt einen Schnitt durch die Membran des Präputiums mit dem aufgelagerten Drüsenpolster.

---

[1] Es sei hier auf das bei der Beschreibung der Drüsen des Scheidenrohres Gesagte verwiesen (S. 228).

Das Epithel (*ep*) dieser Membran ist sehr niedrig, und Zellgrenzen sind an ihm nicht zu erkennen. Die Kerne sind ziemlich klein und besitzen einen Nucleolus. Im Gegensatz zu dem niedrigen Epithel steht die äußerst mächtige Chitinschicht des Präputiums (*ch*), welche das Epithel um das acht- bis zehnfache an Höhe übertrifft. Sie ist deutlich lamelliert und die Zahl der Lamellen ist ziemlich bedeutend. Auf der Oberfläche trägt sie feine Stacheln (*st*), die den Stacheln der Rose sehr ähnlich gestaltet sind. Dieser Stachelbesatz macht die Oberfläche des Präputiums rauh und ermöglicht dadurch, daß beim Copulationsakt die Parameren, zwischen denen sich diese Membran ausspannt, am Abdomen des Weibchens haften können.

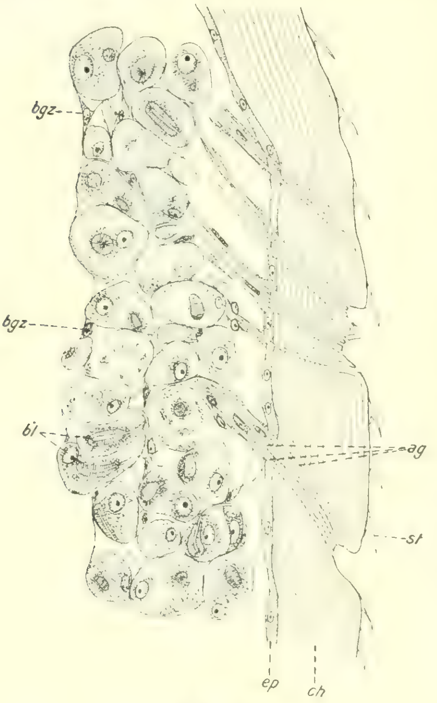


Fig. 74.

Schnitt durch ein Drüsenpolster des Präputiums. Ausführungsgänge (*ag*) mit radiär gestreifter Blase (*bl*) in den Drüsenzellen endigend. Das Epithel des Präputiums (*ep*) mit sehr starker chitinöser Cuticula (*ch*), welche mit Stacheln (*st*) besetzt ist. Vergr. 300 1.

Das dem Epithel aufgelagerte Drüsenpolster wird gebildet von zahlreichen Drüsenzellen, die in zwei bis drei Schichten übereinander liegen. Überall zwischen den Drüsenzellen und ihren Ausführungsgängen treten Bindegewebszellen (*bgz*) auf, durch deren Fibrillen die Drüsenzellen zu einem festen Polster zusammengeschlossen werden.

Die Drüsenzellen haben meist runde oder ovale Gestalt. Ihr Kern ist sehr groß und besitzt einen umfangreichen Nucleolus. Im übrigen sind die Kerne sehr chromatinreich; das Zellplasma ist grobkörnig, es färbt sich gewöhnlich in der Umgebung des Kernes und der Endigung des Ausführungsganges dunkler als in den übrigen Teilen der Zelle. Einige der abgebildeten Zellen zeigen Zeichen von Erschöpfung, ihr Plasma ist stark vacuolisiert. Der Drüsenausführungsgang bildet an seinem

Ende in der Drüsenzelle eine walzenförmige, radiär gestreifte Blase (*bl*), in deren Innern das Lumen des Ganges meist deutlich zu erkennen ist. Diese Blase besitzt im Vergleiche zur Zelle eine sehr bedeutende Größe. Der ausführende Gang zeigt ein auffallend weites Lumen, was auf eine große Leistungsfähigkeit der Zellen schließen läßt. Er mündet direkt nach außen, ohne sich vorher mit den ausführenden Gängen benachbarter Zellen zu vereinigen. Doch treten die Ausführungsgänge zu Bündeln zusammen, in denen sie parallel verlaufend am Grunde einer grubenförmigen Einsenkung des Chitinbelages des Präputiums nach außen münden.

Marburg i. H., im Dezember 1911.

Zum Schlusse sei mir gestattet, Herrn Professor KORSCHELT, auf dessen Anregung ich diese Arbeit vornahm, für das stete, gütige Interesse meinen ergebensten Dank auszusprechen. Auch bin ich Herrn Prof. MEISENHEIMER, Herrn Dr. TÖNNIGES, Herrn Dr. KAUTZSCH und Herrn Dr. HARMS für ihre freundliche Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. L. AUERBACH, Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. Sitzungsb. K. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1893.
2. E. BALLOWITZ, Die Doppelspermatozoen der Dytisciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895.
3. A. BAUER, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
4. A. BERLESE, Gli Insetti. Volume primo. Milano 1909.
5. H. BLUNCK, Das Geschlechtsleben von Dytiscus marginalis. 1. Teil: Die Begattung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.
6. L. BORDAS, Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères (anatomie comparée, histologie, matière fécondante). Ann. d. Sc. Nat. Tome XI. 1900.
7. K. BRANDT, Das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.
8. P. BUCHNER, Das accessorische Chromosom in der Spermatogenese und Oogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. III. Leipzig. 1909.
9. P. DEBAISIEUX, Les débuts de l'ovogenèse dans le Dytiscus marginalis. Cellule. Tome XXV. 1909.
10. K. ESCHERICH, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. 1894.
11. H. EUSCHER, Das Chitinskelet von Dytiscus marginalis. Inaugural-Dissertation. Marburg 1910.

12. A. Giardina, Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nell Dytiscus. Primo contributo allo studio dell'oogenesi. Internat. Monatsschr., Anat. Phys. Bd. XVIII. 1901.

12a. — Sui pretesi movimenti ameboidi della vesicola germinativa. Riv. Sc. Biol. Como 1900.

13. J. Gross, Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb., Abt. Morphologie. Bd. XVIII. 1903.

14. Th. Günthert, Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb., Abt. Morphologie. Bd. XXX. 1910.

15. W. D. Henderson, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Dytiscus marginalis, nebst Bemerkungen über den Nucleolus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII. 1907.

16. R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. 1891.

16a. — Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1895.

17. A. Köhler, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII. 1907.

18. J. H. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

19. E. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.

19a. — Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.

19b. — Zur Bildung der Eihüllen, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Halle 1887.

19c. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1889.

20. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1910.

21. Leydig, G. Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Vol. XXXIII. 1867.

22. Peytoureau, Contribution à l'étude de la Morphologie de l'Armure génitale des Insects. Thèse, Bordeaux 1895.

23. M. Regimbart, Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus. Ann. soc. entom. de France. 3a série. 1877.

24. P. Schäfer, Spermatogenese von Dytiscus marginalis. Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Zool. Jahrb., Abt. Morphologie. Bd. XXIII. 1907.

25. F. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten in Monographien bearbeitet. 1. Monographie: die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

26. C. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI. 1902.

27. C. Verhoeff, Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleopteren. Deutsche Entomol. Zeitschr. 1894.

28. D. N. Voinow, La spermatogénèse chez le Cybister Roeselii. Comptes Rendues Acad. Sc. Paris 1902.

28a. — La spermatogénèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. Zool. Exper. Tome I. 1903.

29. B. Wandolleck, Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. Zool. Jahrb. Bd. XXII. 1905.

30. K. Zick, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

Erklärung der Abkürzungen.

1. Der weibliche Geschlechtsapparat.

af, Achsenfaden;
ag, Ausführungsgang;
ap, Analplatten;
app, ausführender Apparat;
bg, Befruchtungsgang;
bt, Begattungstasche;
bz, Blutzellen;
c, Kontur;
cb, Chitinbogen;
cl, Corpus luteum;
ch, Chitinbelag;
clo, Cloake;
cr, Chitinröhrchen;
degros, degenerierte Rosetten;
drp, Drüsenpolster;
ef, Eifach;
eg, Eiergang;
ek, Eierkelch;
el, Eileiter;
endf, Endfaden;
endk, Endkammer;
ep, Epithel;
epz, Epithelzellen;
est, Eiröhrenstiel;
fa, Falten;
fol, Eifollikel;
ft, Fetttröpfchen;
gf, Gelenkfortsatz;
gfa, geschrumpfte Faser;
gk, Genitalklappen;
gs, Gleitschuppe;
hbt, Hals der Begattungstasche;
hv, hinterer Vorsprung;
i, Intima;
ipl *irl* Insertion der Muskeln *pl* u. *rl*;
k, Kern;
kbl, Keimbläschen;
kz, Keimzellen;
l, Lamelle;
legapp, Legeapparat;
lm, Längsmuskulatur;
ls, Legesäbel;
m, Membran des Scheidenrohres;
n, Naht;
nf, Nährfach;
nz, Nährzelle;
nst, Nährstrang;
nz, Nährzelle;
ooc, Oocyte;
oog, Oogonie;
oogk, Oogonienkern;
ph, Peritonealhülle;
pl, Pleuren;
recs, Receptaculum seminis;
rect, Rectum;
rm, Ringmuskulatur;
ros, Rosette;
rvb, kurzer Scheidenretractor;
rvl, langer Scheidenretractor;
s, Säule;
7.*s*, 8.*s* usw, siebentes, achtes Sternit;
sb, Sammelblase;
sp, Spalt;
spz, spindelförmige Zellen;
ssp, Seitenspangen;
st, Styli;
7.*t*, 8*t*. usw., siebentes, achtes Tergit;

tp, Tunica propria;
tr, Trachee;
ur, umgeschlagener Rand;
v, Vulva;
va, Vagina;
vb, Verbindungsstrang;
ve, vordere Ecke;

vs, Vorsprung der Seitenspangen;
vv, vorderer Vorsprung;
w, Wulst;
z, Zelle;
zk, Zellkern;
zp, Zellpolster;
zpf, Zellpfropf.

Die Muskeln des Legeapparates.

eo, Musculus extensor ovipositoris;
fo, Musculus flexor ovipositoris;
lb, Musculus levator brevis laminarum genitalium;
ll, Musculus levator longus laminarum genitalium;
pl, Musculus protractor laminarum genitalium;
ptv, Musculus protractor tubi vaginalis;
rbt, Musculus retractor brevis tubi vaginalis;
rfl, Musculus retractor fibularum lateralium;
rl, Musculus retractor laminarum genitalium;
rla, Musculus retractor laminarum analium,;
rlt, Musculus retractor longus tubi vaginalis;
sa, Musculus suspensor anterior laminarum genitalium;
sm, Musculus suspensor magnus laminarum genitalium;
smv, Musculus suspensor membranae tubi vaginalis;
sp, Musculus suspensor posterior laminarum genitalium;
tm, Musculus tensor membranae cloacae.

2. Der männliche Geschlechtsapparat.

a, Achse des Hodens;
ag, Ausführungsgang;
ap, Analplatte;
app, Apparat;
b, Beutel;
bg, Bindegewebe;
bgz, Bindegewebszelle;
bl, Sammelblase;
bm, Basalmembran;
c, Cyste;
cb, Chitinbogen;
ch, Chitinbelag;
ck, Cystenzellkern;
cs, Chitinstachel;
csp, Chitinspange;
cz, Cystenzelle;
dc, degenerierte Cyste;
dep, Drüsenepithel;
drp, Drüsenpolster;
ds, degenerierte Substanz;

ect, Ectadenie;
em, Elastica;
ep, Epithel;
ft, Fetttröpfchen;
gh, Gelenkhöcker;
gk, Genitalklappen;
gr, Gräte;
gv, großer Vorsprung;
h, Hode;
he, Hodenepithel;
hv, hinterer Vorsprung;
i, Intima;
k, Kern;
ko, Kopf;
kopapp, Copulationsapparat;
kv, kleiner Vorsprung;
lf, Längsfurche;
lm, Längsmuskulatur;
m, Membran;
mi, Mitosen;

ms, Muskelstrang;
nh, Nebenhode;
nk, Nebenkern;
ob, oberer Bogen;
pa, Paramer;
pe, Penis;
ph, Peritonealhülle;
rft, Reifungsteilung;
rm, Ringmuskulatur;
s, Secret;
7.*s*, 8.*s*, siebentes, achtes Sternit;
sp, Spermatozoen;
*sp*1.*o*, Spermatocyten erster Ordnung;
*sp*2.*o*, Spermatocyten zweiter Ordnung;
st, Stachel;
sw, Seitenwand;
8.*t*, 9.*t*, achtes, neuntes Tergit;
tr, Trachee;
ub, unterer Bogen;
urma, Ursprung des Muskels *rma*;
va, Vacuole;
vc, verbreiterte Cystenzelle;
vd, Vas deferens;
ve, Vas efferens;
vp, Ventralplatte;
vv, vorderer Vorsprung;
wh, Widerhaken.

Die Muskeln des Copulationsapparates.

dpa, Musculus distensor paramerorum;
lb, Musculus levator brevis laminarum genitalium;
ll, Musculus levator longus laminarum genitalium;
lm, Musculus levator magnus praeputii;
lp, Musculus levator parvus praeputii;
mpa, Musculus motorius paramerorum;
pas, Musculus protractor arcus superioris;
pbp, Musculus protractor brevis praeputii;
pl, Musculus protractor laminarium genitalium;
$p^{l}p$, Musculus protractor longus praeputii;
pp, Musculus protractor penis;
ppa, Musculus protractor paramerorum;
pp^{l}, Musculus protractor longus penis;
prp, Musculus protensor penis;
rb, Musculus retractor brevis praeputii;
ri, Musculus retractor inferior praeputii;
rl, Musculus retractor laminarum genitalium;
rma, Musculus retractor magnus arcus superioris;
rla, Musculus retractor laminarum analium;
rpa, Musculus retractor parvus arcus superioris;
rpe, Musculus retractor penis;
rpi, Musculus rotator penis inferior;
rps, Musculus rotator penis superior;
rs, Musculus retractor superior praeputii;
sa, Musculus suspensor anterior laminarum genitalium;
slp, Musculus suspensor lateralis praeputii;
sm, Musculus suspensor magnus laminarum genitalium;
sp, Musculus suspensor posterior laminarum genitalium;
spd, Musculus suspensor dorsalis praeputii;
tm, Musculus tensor membranae cloacae.

Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von Microdon Meigen.

Von

Maria Andries
(Bonn).

(Aus dem zoolog. und vergleichend-anatomischen Institut der Universität Bonn).

Mit 23 Figuren im Text und Tafel III—V.

Inhalt.

Seite
Historisches 301
Systematik 304
  Larven 305
  Puppen 306
  Imagines 307
Biologie 309
Äußere Morphologie 319
  Ei 319
  Eben ausgeschlüpfte Larve 321
  Larve nach der ersten Häutung 324
  Larve nach der zweiten Häutung 327
  Ausgewachsene Larve 330
  Puppenstadium 330
Innere Morphologie 331
  Segmentzahl 332
  Schlundgerüst 334
  Darmsystem 337
  Tracheensystem 340
  Nervensystem 341
  Rückengefäß 345
  Körpermuskulatur 347
  Fettkörper 350
  Haut 350
  Imaginalscheiben 351

Historisches.

Die Larve von *Microdon* hat seit ihrer Entdeckung lebhaftes Interesse erregt, weil sie in der äußeren Gestalt und in der Art der Fortbewegung von allen anderen Dipterenlarven bedeutend abweicht. Es ist daher leicht erklärlich, daß ihre systematische Stellung lange Zeit nicht erkannt wurde.

In seiner »Beschreibung der europäischen Dipteren« (1822) führt MEIGEN mehrere Arten der Gattung *Microdon* an, mit der Bemerkung: »Von ihren ersten Ständen ist nichts bekannt«. Aber schon im folgenden Jahre wurde die Larve von SPIX und von HEYDEN entdeckt und äußerlich beschrieben.

VON HEYDEN (1823) hatte ein einzelnes Exemplar bei Königstein im Taunus auf einem Eichenstumpf gefunden und vergleicht das »sonderbar gestaltete Tierchen« einer großen Schildlaus. Er nennt es deshalb *Parmula cocciformis*; über seine nähere Stellung im System wagt er sich nicht zu erklären und schreibt darüber: »Daß es die Larve eines Insekts (etwa einer Fliegenart) ist, glaube ich nicht, indem der ganze Bau und besonders der der Mundteile von den aller mir bekannten Insektenlarven zu verschieden ist. Weit eher würde es ein Mollusk sein, aber dann eine neue, sehr ausgezeichnete Gattung bilden müssen.«

Auf die Arbeit von SPIX (1824) möchte ich etwas näher eingehen, weil sie in mehrfacher Hinsicht interessant ist. SPIX fand die Larve von *Microdon* bei Ammerland am Starenberger See, in alten, in der Erde noch wurzelnden Eichen -und Fichtenstümpfen, und zwar immer in Gemeinschaft mit *Formica herculeana* und *Formica rufa*. Nach seinen eigenen Worten erschien sie ihm beim ersten Anblick wie ein Gespinst von Spinnen, oder eine fußlose Insektenlarve, endlich gar wie ein schildkrötenartiges Tierchen. »In dem Grade, als mit der näheren Untersuchung die Täuschung verschwindet«, fährt er dann fort, »steigt die Verwunderung über ihre sonderbare Form, und die Überzeugung gewinnt bei der Wahrnehmung, wie sie auf dem fußlosen nackten Bauche beinahe unmerklich einherkriechen und nahe Gegenstände durch plötzliches Einziehen und Ausdehnen der fleischigen Tentakeln mühsam erforschen, immer mehr die Oberhand, daß dieses sonderbare Tierchen nicht zu den mit Füßen und geringelten Fühlhörnern versehenen Insekten, sondern zu der Klasse der Schnecken gehöre.« Er gibt dann seiner Freude Ausdruck, eine neue Gattung, einen so schönen Zuwachs zur Schneckenfauna im eigenen Vaterlande aufgefunden zu haben. Die nähere Untersuchung hätte ihn auf die richtige Fährte führen müssen; aber durch die vorgefaßte Meinung beeinflußt, sucht er alles damit in Übereinstimmung zu bringen. So vermutet er in dem kleinen Höcker auf der Rückenseite der Larve die Testa der Schnecken und sieht die reichlichen Fettmassen für Geschlechtsorgane an, obwohl ihm die Ähnlichkeit mit dem Fettkörper der Insekten auffällt. Die auf der Bauchseite beobachteten kleinen Wärzchen hält er für Drüsen oder Ausführwege des Eierstockes. Daß an der Spitze jedes der vorderen Tentakeln statt der Augen zwei feine, haarartige Borsten stehen, ist nach seiner eigenen Angabe bei keiner Schnecke der Fall. Vergebens sucht er nach einem pulsierenden Herzen und der großen Leber der Schnecken. Selbst nach Feststellung von Tracheen in diesem vermeintlichen Schneckenkörper, die heute sofort über die Stellung des Tierchens im System aufklären würde, bleibt er bei seinem Irrtum. Er beobachtete nämlich zwei, von dem Rückenhöcker ausgehende weiße Schläuche, die sich gabeln und nach allen Richtungen hin verzweigen und schreibt darüber: »Ich bin geneigt zu glauben, daß diese weißen Schläuche nicht weißes Blut führende Gefäße, sondern Tracheen sind, welche durch die Poren des Rückenhöckerchens die Luft aufnehmen und zu den gerinnbaren Säften sämtlicher Organe führen. Da alle Schnecken nur durch Branchien, ähnlich den Fischen, und nur die Insekten durch vielseitig geöffnete Luftkanäle, (Tracheen) atmen, so muß es freilich höchst sonderbar und merkwürdig scheinen, daß diese neue Schnecke auch in Hinsicht der Respirationsorgane von den übrigen Schnecken verschieden, wohl aber den Insekten ähnlich sei.« Trotz all dieser Hinweisungen auf eine Insektenlarve hält er seinen Fund für eine Schneckenart. Er sieht sie eben als eine ganz neue, außergewöhnliche Form an und begründet seine Ansicht damit, daß derartige, vom Typus abweichende Formen in jeder Tierklasse vorkommen. »So klein auch dieses Tierchen ist«, bemerkt er zum Schluß, »und so geringfügig es manchem vorkommen wird, so groß und wichtig ist es doch für den Zoologen und für die Erforschung des aus einzelnen Gliedern bestehenden Naturgebäudes. Werden das lippenlose Schnabeltier, die Beuteltiere und Balänen unter den Säugetieren, die mit Kiemen und zugleich mit Füßen versehenen Proteus unter den Amphibien, die Knorpelfische und der *Gastrobranchus glutinosus* unter den Fischen usw. als rätselhafte Formen angesehen, so ist es nicht minder in der Klasse der, wenn auch beschalten, doch sämtlich nackten Schnecken die hier geschilderte, nach oben nicht nackte, sondern mit einem rauhen Panzer ausgerüstete Molluske, welche wir nach ihrem ausgezeichneten Kennzeichen und nach dem

Fundorte in Bayern »*Scutelligera Ammerlandia*« hiermit benennen und als eigne Gattung aufstellen.« — Ob ihn nicht doch der Gedanke, eine Insektenlarve vor sich zu haben, beschäftigt hat? denn einmal entschlüpft ihm die Bemerkung: »Diese Insektenform steht von allen bisherigen abweichend und auch den besten Conchyologen unbekannt da.« —

Unter diesen Namen *Parmula cocciformis* und *Scutelligera Ammerlandia* geht nun unser Tierchen in die Systematik über, bis SCHLOTTHAUBER (1839) es als die Larve der Fliegengattung *Microdon* erkennt und auf der Naturforscherversammlung in Pyrmont über ihre Verwandlungsgeschichte und Anatomie ausführlichen Bericht erstattet. Er legt dabei die Originalabbildungen vor zu einem unter folgendem Titel herauszugebenden Werke: Über die Identität der Fliegenmaden von *Microdon mutabilis* Meig. mit den vermeintlichen Landschnecken *Scutelligera* (Spix) und *Parmula* (v. Heyden) sowie morphologische, anatomische und physiologische Beschreibung und Abbildung ihrer Verwandlungsphasen und ausführliche Naturgeschichte derselben. Zur Kenntnis der Organisation, der Entwicklungs- und Lebensweise aller zweiflügeligen Insekten überhaupt.« Wäre dieses ausführliche und vielversprechende Werk wirklich erschienen, so würde wohl über den Gegenstand nicht viel mehr hinzuzufügen sein, aber es blieb bei der mündlichen Mitteilung. 1845 findet ELDITT die Puppe von *Microdon*, erzieht daraus die Fliege und gibt eine ziemlich ausführliche Beschreibung des Puppenstadiums. Später, 1862 berichtet er, nun, auch die Larve gefunden zu haben, aber ohne irgend etwas Neues darüber hinzuzufügen, Er verspricht weitere eingehende Mitteilungen, die jedoch nicht erfolgt sind.

WISSMANN erwähnt 1848 eine zweite Larvenart von *Microdon* (s. S. 308), aus der ihm nach vielfach fehlgeschlagenen Versuchen gelang, die Imago zu erziehen. 1877 zeigt BERTKAU in einer Sitzung des naturhistorischen Vereins in Bonn ein lebendes Exemplar der *Microdon*-Larve vor und gibt dort im folgenden Jahre einen kurzen Bericht über Puppe und Imago. 1889 folgen weitere Mitteilungen, worin er zum ersten Male die Sinnesorgane auf der Bauchseite der Larve erwähnt und ziemlich genau beschreibt; es sind die von SPIX beobachteten Wärzchen. Kurze Mitteilungen von POUJADE und LABOULBÈNE (1882) in verschiedenen Sitzungen der Société entomologique de France ergaben nichts Neues. POUJADE gibt dann 1883 eine ausführlichere Beschreibung der äußeren Körperform von Puppe und Imago. WASMANN hat Larve und Puppe oft gefunden und die Fliege daraus erzogen.

In mehreren kurzen Mitteilungen (1891, 1894, 1898 und 1909), besonders in seinen Arbeiten über »Ameisen und Ameisengäste«, finden sich interessante biologische Beobachtungen, auf die ich noch zurückkommen werde. Die letzten Arbeiten über die Larve von *Microdon* sind von Hecht (1899) und von Cerfontaine (1907). Es sind dies außer Spix die einzigen Autoren, von denen die Larve auch in anatomischer Hinsicht untersucht worden ist. Hecht geht von der Schneckenähnlichkeit unseres Tierchens aus und will durch seine Untersuchung feststellen, ob diese Ähnlichkeit nur auf die äußere Form beschränkt ist oder ob auch die innere Organisation davon beeinflußt wird. Er kommt zu dem Resultat, daß *Microdon*-Larven und Schnecken in letzter Hinsicht nichts miteinander gemein haben. Auf Cerfontaine werde ich im Verlaufe dieser Arbeit wiederholt Gelegenheit haben, zurückzukommen.

Systematik.

Die Fliegengattung *Microdon* gehört zur Familie der Syrphiden oder Schwebfliegen. Sie hat ihren Namen von zwei kleinen Chitinzähnen am Rückenschildchen. Schiner berichtet in »Diptera Austriaca« (1857), daß Repräsentanten der Gattung aus allen Weltteilen bekannt sind. Er zählt drei europäische Arten auf, *Microdon mutabilis* L., *devius* L. und *latifrons* Loew. Die letztere war 1856 durch Loew bekannt geworden. 1862 gesellte sich als vierte Art *Microdon brevicornis* Egg. hinzu, die von Mik 1897 umgetauft wurde in *Microdon Eggeri* Mik. Mik gibt 1899 zum ersten Male eine systematische Übersicht der vier Arten. Er erklärt sich mit Schiners Nomenklatur einverstanden und fügt den bisher bekannten Merkmalen neue, bestimmtere hinzu.

Unter dem von mir gesammelten Material befanden sich viererlei Larven mit charakteristischen, unterscheidenden Merkmalen. Die ausschlüpfenden Imagines ließen sich nicht alle der Mik-chen Beschreibung unterordnen, wodurch die Bestimmung derselben ziemlich erschwert wurde. Durch Vermittlung von P. E. Wasmann konnte ich mit Sicherheit feststellen, daß nur zwei Arten mit den von Mik angeführten identisch sind. Er war so liebenswürdig, meine Exemplare mit den Typen im K. K. naturhist. Hofmuseum in Wien zu vergleichen und mir von Schiner, Egger und Mik bestimmte Vergleichsexemplare der vier Arten von dort mitzubringen. Die mit diesen übereinstimmenden Arten meines eigenen Materials sind *Microdon mutabilis* L. und *Eggeri* Mik. Von den beiden anderen weist die erste als Larve, Puppe und Imago unterscheidende Merkmale auf und scheint eine bis jetzt nicht bekannte oder unterschiedene Art zu sein, die zweite eine Varietät von *Microdon Eggeri* Mik, von der sie hauptsächlich im Larven- und Puppenstadium abweicht, als fertiges Insekt dagegen nur durch die Größe.

Die einzelnen Arten sind einander sehr ähnlich und daher in der Literatur viel verwechselt worden.

Loew (1856) und Verall (1901) führen die zahlreichen Synonyme ziemlich vollständig an. Auch in bezug auf die Larven haben sich viele Irrtümer in die Literatur eingeschlichen.

Von dem mir zur Verfügung stehenden Material der vier verschiedenen Larven und Puppen gebe ich im folgenden eine kurze Charakteristik und von den betreffenden Imagines die wichtigsten unterscheidenden Merkmale. Im übrigen verweise ich für die Bestimmung der letzteren auf Schiner (1862), Egger (1862) und Mik (1899).

Larven.

I. *Microdon mutabilis* L. und *rhenanus* n. sp. weiß, Chitinstruktur des Rückens auf einen äußeren zweireihigen Kranz beschränkt, nur aus Höckern, wie bei Stad. II von *Eggeri* Mik (s. S. 325) bestehend, ohne Haare und pilzförmige Gebilde. Tracheenhöcker oben glatt, stark glänzend, höher als bei der anderen Art. Borstensaum silbergrau.

1) *mutabilis* L. (Taf. III, Fig. 10*a*) grauweiß, 11 mm lang und $9^1/_2$ mm breit, Rückenseite hochgewölbt, plumpe Form, am meisten von allen einer Schnecke ähnlich; Chitin des Rückens matt, undurchsichtig, grobe Runzeln in der Längs- und Querrichtung, große, unregelmäßige Vielecke andeutend. Obere Platten des Tracheenhöckers (Taf. III, Fig. 14) gelblich braun mit dunkelrotbrauner Umrahmung.

2) *rhenanus* n. sp. (Taf. III, Fig. 11*a*) gelblich-weiß, stets kleiner als die vorige Art, $8^1/_2$ mm lang, 6 mm breit, Rückenseite ziemlich flach, durchsichtig, in dem ovalen Innenraum des Kranzes die Chitinstruktur nach Art von *Eggeri* Mik (s. S. 325) durch feine, hellbraune, punktierte Linie angedeutet, außerdem aus kleinen, polygonalen Plättchen zusammengesetzt; Tracheenhöcker heller als bei *mutabilis*; seine oberen Platten hellfuchsfarben.

II. *Eggeri* Mik u. *Eggeri* var. *major* nov. var. braun, auf der ganzen Rückenfläche die S. 328 beschriebene Chitinstruktur.

1) *Eggeri* Mik (Taf. III, Fig. 8*a*) 8—10 mm lang, $5^1/_2$—$7^1/_2$ mm breit, Färbung wie die eines Haselnußkerns; Unterseite und Grundfläche des Rückens fleischfarbig; Innenraum der Polygonale fast verdeckt durch das Gewirre der Chitinstrukturen; Sinnesorgane darin verschwindend. Wölbung des Rückens wie die einer Kaffeebohne; hauptsächlich von der Variation unterscheidendes Merkmal ist der Tracheenhöcker (s. S. 329 und Taf. III, Fig. 12).

1a. *Eggeri* var. *major* (Taf. III, Fig. 9*a*) 10—13 mm lang, 8—11 mm breit, macht im ganzen einen platteren, breiteren Eindruck, Unterseite und Grundfläche des Rückens grauweiß; Chitinstruktur dunkelgraubraun, zu Leisten miteinander verflochten, Sinnesorgane dazwischen hervorstehend; Flächen der Polygonale sehr deutlich; Tracheenhöcker verhältnismäßig niedriger, breiter, nach vorn und hinten flacher abfallend als bei *Eggeri* Mik; sein Umfang aus gröberen Erhöhungen zusammengesetzt, deren Innenstriche (s. S. 329) und Umrahmung weniger deutlich; seine beiden oberen Platten größer, die Hauptöffnungen einschließend, fast schwarz, in der Mitte dunkelrot; nach vorn bis etwa zur Hälfte der Höhe etwas eingesunken; diese Partie mit schwärzlichen Höckern (Taf. III, Fig. 13).

Puppen

immer auf der Rückenseite höher gewölbt als die Larven.

I. *Microdon mutabilis* L. und *rhenanus* n. sp., kurze, rundliche Stigmenhörnchen.

1. *mutabilis* L. (Taf. III, Fig. 10 *b. c*) kupferrotbraun. 10 mm lang, 8 mm breit, stark gewölbt, Runzeln des Rückenchitins wie bei der Larve; Stigmenhörnchen dunkelrot (Taf. III, Fig. 17).

2) *rhenanus* n. sp. (Taf. III, Fig. 11 *b. c*) hellbraun, $7^1/_2$ mm lang, $5^1/_2$ mm breit; Rückenchitin glatt, dünn, so daß die abspringenden Deckelstücke sich seitlich einrollen; hellbraune punktierte Linie nicht mehr deutlich; Stigmenhörnchen etwas heller als bei der vorigen Art (Taf. III, Fig. 18).

II. *Microdon Eggeri* Mik und *Eggeri* var. *major*, längere, zapfenartige Stigmenhörnchen.

1) *Eggeri* Mik (Taf. III, Fig. 8*b*) braun, die leere Hülle oft fuchsig, durchsichtig, 7—10 mm lang, $5^1/_2$—$7^1/_2$ mm breit; Stigmenhörnchen heller als bei der Var., schwärzlichrot, an der Spitze rundlich abschließend und lebhafter rot (Taf. III, Fig. 15).

1a) *Eggeri* var. *major* (Taf. III, Fig. 9*b*) dunkelbraun, 9—$10^1/_2$ mm lang, $7^1/_2$—$8^1/_2$ mm breit; verhältnismäßig weniger gewölbt; die leere Hülle derber, undurchsichtig; die grobe, verflochtene Chitinstruktur bei der trockenen, leeren Hülle hellgrau; Stigmenhörnchen breiter, schwarz, an der Spitze ziemlich platt endend (Taf. III, Fig. 16).

Imagines.

I. *Microdon mutabilis* L. und *rhenanus* n. sp., Schildchen fuchsig.

1) *mutabilis* L. auf der Oberseite des Abdomens dichte, schuppenartige Punktierung, die über die Mittellinie gleichmäßig hinweggeht; Größe 12 mm.

2) *rhenanus* n. sp., Mittellinie der Oberseite des Abdomens fast frei von Punktierung und in ihrer Nähe zerstreute Punktierung von verschiedener Größe der einzelnen Punkte, die größten wie schwarze Lackspritzen; Größe 9 mm.

II. *Microdon Eggeri* Mik und *Eggeri* var. *major*, Schildchen schwärzlich.

1) *Eggeri* Mik: drittes Fühlerglied höchstens zweimal so lang wie das zweite; Größe 7—10 mm.

1a. *Eggeri* var. *major*: Größe 10—11 mm.

Unter den Wiener Exemplaren waren auch die beiden mir fehlenden bekannten Arten *Microdon devius* L. und *Microdon latifrons* Loew. Sie gehören zu der Gruppe mit schwärzlichem Schildchen.

2) *devius* L. Auf der Stirn und auf dem Thorax zwischen den Flügeln schwarze Behaarung.

3. *latifrons* Loew. Drittes Fühlerglied $3^1/_2$—3mal so lang wie das zweite.

Auf dieses unterscheidende Merkmal der relativen Länge des dritten Fühlergliedes bei *latifrons* hat erst Mik aufmerksam gemacht. Da Loew selbst es nicht angibt, hielt ich anfangs *Microdon Eggeri* var. *major* für *latifrons*, fand aber an den Wiener Exemplaren das Merkmal deutlich ausgeprägt. Verall in »British Flies« (1901) führt drei Arten, *mutabilis*, *devius* und *latifrons* als britische an. Auf der Abbildung, die er von *latifrons* gibt, ist das dritte Fühlerglied etwa zweimal so lang wie das zweite. Wahrscheinlich hat ihm nicht *latifrons*

vorgelegen, vielleicht ebenfalls meine var. *major*. Verall bemerkt zum Schluß: "I cannot say, that I have at present found any clear and unmistakable characters for the separation of any of the European species of *Microdon*. It is recorded from Germany, Austria and Russia but is not yet well recognised". Außerdem kommt *Microdon*, soviel bis jetzt bekannt ist, in Frankreich, Belgien, Holland und Luxemburg vor.

Mik teilt die vier europäischen *Microdon*-Arten nach einem Hauptmerkmal in zwei Gruppen ein: »An den Seiten des Mesothorax befindet sich eine kahle Stelle von keilförmiger Gestalt, mit der Spitze nach oben gerichtet. Dieses keilförmige Fleckchen ist ein Teil der Mesopleura Osten-Sackens und liegt über den Vorderhüften. Die Verlängerung dieses Fleckchens führt nach aufwärts zur Quernaht des Mesothorax. Die kahle Stelle unter der Flügelwurzel kommt nicht in Betracht. Bei *Microdon mutabilis* und *devius* ist dieses Fleckchen stark glänzend, wie poliert und wenigstens auf seinem konvexen Teile glatt (höchstens sind hier und da kleine Längsrisse, aber nur bei starker Vergrößerung sichtbar); bei *Microdon latifrons* und *Eggeri* ist dieses Keilfleckchen infolge der Skulptur entweder überhaupt oder auf seinem vorderen Teile matter und zeigt, wenigstens auf dem vorderen Teil, deutliche, dichtstehende, „quergestellte Nadelrisse, fast gerunzelt erscheinend.«

Microdon rhenanus n. sp. gehört nach diesem leicht aufzufindenden Merkmal der ersten Gruppe an.

Microdon devius L. und *latifrons* Loew scheinen in hiesiger Gegend nicht vorzukommen oder sehr selten zu sein. Es würde interessant sein, ihre Larven und Puppen kennen zu lernen. In einer Mitteilung an Poujade (1883) schreibt Osten-Sacken: «que toutes les observations et figures publiées jusqu'ici se rapportent à la larve reticulée, et qu'il a vu pour la première fois la larve lisse à la Séance de la Société entomologique de Londres, en juin 1883.» Diese einzige, bis jetzt kenntlich beschriebene und abgebildete Larve ist die von *Microdon Eggeri*, vielleicht auch von *devius* und *latifrons*, wenn diese der ersteren sehr ähnlich sein sollten[1]. »La Larve lisse« Osten-Sackens ist jedenfalls identisch mit der von Wissmann (1848) als oberwärts völlig glatt bezeichneten und zwar eine von *mutabilis* L. Wissmann betont besonders ihr Vorkommen bei *Formica fusca* (s. S. 303 u. 310). VERALL gibt eine Abbildung der Puppe von *Microdon mutabilis* L.

---

[1] Nach der Größe des fertigen Insekts zu schließen muß die Larve von *latifrons* sehr groß sein; Latzel (1876) erwähnt eine 14 mm lange Larve, aber ohne nähere Kennzeichen anzugeben oder die Fliege daraus erzogen zu haben.

Biologie.

Ende Oktober 1909 fing ich an, im Kottenforst bei Bonn *Microdon*-Larven zu sammeln und habe von da bis jetzt durchschnittlich alle 14 Tage Baumstümpfe sowohl wie auch Ameisennester, die unter Steinen angelegt waren, daraufhin untersucht. Die Larven von *Microdon Eggeri* Mik und *Microdon Eggeri* var. *major* finden sich an Baumstümpfen in Waldlichtungen und zwar meist in Kiefern- und Fichtenstümpfen, seltener in Eichen- oder Buchenstümpfen. Hin und wieder kommen sie auch an abgehauenen Stämmen vor und unter Steinen. Stets sind sie in Gesellschaft von Ameisen. Die Stümpfe müssen noch in der Erde wurzeln, morsch und ziemlich feucht sein, mit leicht abzulösender Rinde, aber nicht verschimmelt. An solchen Stümpfen sitzen die Larven sowohl unter der Rinde als auch überall in den von den Ameisen geschaffenen Gängen des fauligen Holzkörpers. Im Anfang übersieht man sie leicht weil sie meist, besonders diejenigen von *Microdon Eggeri* Mik, dieselbe Farbe haben, wie der von den Ameisen aus dem Holz herausgefressene Mulm, mit dem sie dicht bedeckt sind.

LABOULBÈNE gibt in einem seiner Berichte an, daß MAYET, dem er sein Material verdankte, die Larven stets innerhalb der Baumstümpfe oder in Erdnestern bis zu 25 cm unter der Erde, die Puppen dagegen immer dicht unter der Rinde oder direkt unter den Steinen angetroffen habe. Diese Beobachtung habe ich nicht gemacht, sondern die verschiedenen Stadien überall gleichmäßig gefunden. Außer im Kottenforst konnte ich das Vorkommen von *Microdon*-Larven feststellen bei Rolandseck am Rhein, Oberwinter am Rhein, Gerolstein i. d. Eifel, am Laacher See, am Nordostabhang der Schneifel, bei Koblenz, im Königsforst bei Köln, auf der Wahnerheide, am Hummelsberg bei Linz am Rhein und bei Winterberg im Sauerland. Manchmal kamen die Larven vereinzelt vor, zu zweien oder dreien an einem Baumstumpf, manchmal aber auch etwa 100 Stück und mehr dicht beieinander. Strenge Kälte scheint ihnen nicht schädlich zu sein; denn an einem sehr kalten Dezembertage 1909 fand ich 50—60 Stück fest in Eis zwischen Rinde und Holz. Trotzdem entwickelten sie sich in normaler Weise.

Die Larven von *Microdon Eggeri* Mik und *Microdon Eggeri* var. *major* fand ich in Gesellschaft von *Lasius niger*, *Formica sanguinea* und *Formica fusca*. Dr. REICHENSPERGER fand sie an der Ahr ferner bei *Formica exsecta*; die von *Microdon mutabilis* und *rhenanus* waren dagegen stets nur bei *Formica fusca* oder bei var. *fusco-rufibarbis* und zwar fast immer unter Steinen. Einmal traf ich die Larve von *Microdon mutabilis* in einem Baumstumpf an, aber auch hier bei *Formica fusca*. Da nun diese Ameisenart Erdnester zu bauen pflegt und sich nur ausnahmsweise in Baumstümpfen ansiedelt, scheinen mir Beziehungen zwischen *Microdon mutabilis* und *rhenanus* und *Formica fusca* vorhanden zu sein. Von dem reichlichen Material, das ich im Laufe des Jahres gesammelt hatte, gehörten weitaus die meisten Exemplare zu *Microdon Eggeri* Mik, weniger zu *Microdon Eggeri* var. *major*, und nur einzelne zu *Microdon mutabilis* und *rhenanus*.

Von den draußen gesammelten Larven wurden immer einige fixiert, der größte Teil aber in einen Glaskasten mit Rindenstücken und Mulm gebracht, einzelne auch auf Rinde in kleinere Glasschalen zur besonderen Beobachtung. Die Rinde mußte gut feucht gehalten und sorgfältig vor Schimmel bewahrt werden. Mit besonderer Vorliebe kriechen die Larven immer wieder von den Rindenstücken weg an die Wände des Glases, wo sie bald austrocknen und so festkleben, daß man sie nur unter Verletzung loslösen kann. Daher wird es nötig, sie ein wenig anzufeuchten und immer wieder auf die Rinde zurückzubringen. So ist es mir gelungen, fast alle zur Verpuppung und zur weiteren Entwicklung zu bringen.

Zur Zeit der Verpuppung, im März 1910, brachte ich zufällig einen Teil in wärmere Temperatur. Diese Individuen waren sämtlich früher verpuppt und ausgeschlüpft, als die anderen. Von den wärmer gehaltenen schlüpfte das erste fertige Insekt am 7. April 1910 aus, von den anderen das erste am 3. Mai.

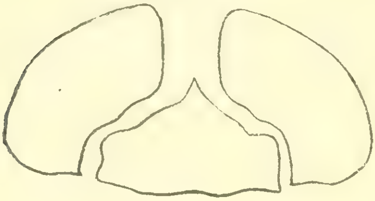
Im folgenden Jahre hatte ich viel reichlicheres Material. Diesmal hielt ich einen Teil den ganzen Winter durch in ungeheiztem, den anderen in geheiztem Raum. Außerdem wurden, wie im vorhergehenden Jahre, eine größere Anzahl, etwa 75, in Einzelhaft gehalten, um die Zeit und die äußere Veränderung zwischen den verschiedenen Stadien genau beobachten zu können. Unter diesen befanden sich auch die wenigen Exemplare der beiden selteneren Arten. Die im Warmen gehaltenen waren den andern in der Verpuppung 3—4 Wochen voraus. Bis Anfang April hatten sich die einen sowohl wie die anderen fast alle wenigstens bis zum Puppenstadium entwickelt. Der Übergang von der Larve zur Puppe vollzieht sich, äußerlich wenigstens, ziemlich rasch. Die Larve, die heute noch lebhaft umherkriecht, von heller

Farbe, schwach gewölbt ist und die Mundwerkzeuge gebraucht, bewegt sich am folgenden Tage nicht mehr, die Mundwerkzeuge sind in Ruhe; sie färbt sich dunkler, nimmt eine schmälere Form an und wird auf der Rückenseite hoch und prall gewölbt. Bei Berührung zieht sie noch schwach die Berührungsstelle ein. Wenn man die Larve in diesem Stadium von der Unterlage loslöst, so findet man die Bauchseite schleimig und gebräunt. Am 3. Tage ist sie auf Rücken- und Bauchseite dunkelgraubraun und klebt fest auf der Unterlage. Die ganze Chitinhülle ist vollständig gehärtet. In diesem Zustande abgelöste Larven befestigten sich nicht wieder und kamen nicht bis zum Ausschlüpfen der Imago. Unterdessen werden in den Endpunkten der beiden Rückenlinien (s. morphol. Teil, S. 327) runde, helle Flecke bemerkbar, und etwa 5—6 Tage nach dem Anfang der Verpuppung brechen an dieser Stelle, meist über Nacht, die beiden Stigmenhörnchen, die typischen Atemröhren der Syrphidenpuppe, hervor. Diese sind zuerst lebhaft rot und färben sich allmählich schwärzlich braun. Zwei oder dreimal habe ich beobachtet, daß nur eins der beiden Hörnchen ausgebildet war. Diese Exemplare entwickelten sich trotzdem.

Die Verpuppung der Larven von *Microdon Eggeri* var. *major* geht auf dieselbe Weise vor sich.

Von den weißen *Microdon*-Larven fing am 24. März die erste, und zwar eine von *Microdon mutabilis*, morgens an, sich zu bräunen, saß fest und war bald ganz prall, schmal und hoch gewölbt, nachmittags erschienen schon die Durchbruchsstellen der Hörnchen als kleine, gelblich weiße Flecken. Die übrige Färbung ist dann hellbraun, wie die einer ungebrannten Kaffeebohne. Sie wird bis zum folgenden Tage kupferrotbraun, metallig glänzend und allmählich noch dunkler. Die Bogennähte, in denen später beim Ausschlüpfen der Fliege die Chitinhülle aufspringt, färben sich in den ersten Tagen nicht mit und sind als deutliche, helle Linien zu sehen. Mit der weiteren Dunklerfärbung verwischen sie sich. Am 30. morgens waren die kleinen Stigmenhörnchen durchgebrochen. Auf ihrer Spitze klebten jedesmal bei dieser *Microdon*-Art die herausgedrückten hellen Durchbruchsstellen als kleine, runde Scheibchen. Bis zum 29. war auf der Rückenseite durch die Hülle hindurch die Kontraktion des Rückengefäßes zu beobachten. Später, einige Tage vor dem Ausschlüpfen, ist das fertige Insekt mit Kopf, Thorax und Schildchen deutlich durch die Hülle hindurch sichtbar. Am 20. April schlüpfte es aus.

Die Zeit zwischen dem Erscheinen der Hörnchen und dem Ausschlüpfen schwankte bei den 75 Larven, die ich einzeln verfolgte, zwischen 15 und 23 Tagen und betrug bei den meisten 18 Tage. Das Ausschlüpfen der Imagines geschieht nachts oder morgens, fast nie nachmittags und geht sehr schnell, meistens in Zeit von kaum einer Minute vor sich. Die drei Deckelstücke (Textfig. 1) werden in der Mitte auseinandergedrängt, gewöhnlich ohne sich vollständig von der Hülle abzulösen und mit lebhaften Bewegungen arbeitet sich die Fliege heraus. Diese ist anfangs feucht und weich, von weißlich grauer Farbe, die Flügel sind kompliziert zusammengefaltet und erscheinen daher ganz klein. Sofort nach dem Ausschlüpfen fangen die Tierchen an, lebhaft umherzukriechen und mit dem letzten Beinpaar eifrig über Flügel und Abdomen zu streichen. Nach und nach schwindet die Feuchtigkeit, das Chitin des Körpers erhärtet und bekommt die endgültige dunkle Färbung. Die goldbraunen Haare werden sichtbar, die Flügel entfalten sich und bleiben eine Zeitlang glatt ausgestreckt. Sie sind dann noch weich und glashell. Allmählich erhärten sie und werden alsbald auf dem Rücken übereinander gefaltet. Solange die Flügel ausgebreitet sind, ist bei den Weibchen die Legeröhre gerade nach hinten ausgestreckt, später wird sie eingezogen. Das Entfalten der Flügel dauert manchmal nur eine halbe Stunde, manchmal aber auch 2—3 Stunden. Im ersten Jahre meiner Zuchtversuche brachten viele Exemplare die Flügel überhaupt nicht zur Entfaltung und gingen sehr bald zugrunde; im 2. Jahre hatten alle bis auf wenige Ausnahmen sehr wohl entwickelte Flügel.



Textfig. 1.

Die drei Deckelstücke der Puppenhülle von *Microdon Eggeri* Mik.

Von den im Warmen gehaltenen Larven schlüpfte die erste Fliege, ein ♀, schon am 2. März aus, die zweite, ein ♂, am 21. März; von den kühl gehaltenen erschien die erste am 6. April.

Es kam mir bei meiner Zucht darauf an, die Weibchen zur Eiablage zu bringen und die jüngsten Larvenstadien zu beobachten, die bis jetzt noch nicht bekannt waren. Verhoeff (1892) bemerkt in einer kurzen Notiz über *Microdon*, die Eiablage sei überaus schwer nachzuweisen; er habe ein *Microdon*-♀ lange Zeit beobachtet und immer wieder auf einen Baumstumpf mitten in einen Arbeiterschwarm von *Formica sanguinea* hineinfliegen sehen, aber auf das Absetzen der Eier habe er vergeblich gewartet.

Anfang April traf es sich zum ersten Male, daß ein ♂ und ein ♀

bald nacheinander ausschlüpften. Sie wurden mit Moos und feuchten Rindenstücken in einen Raupenzuchtkasten gebracht. Beide waren am 10. April ausgeschlüpft. Am folgenden Tage beobachtete ich sie in Paarung, ebenso am 12. und 13., und jedesmal sofort danach kroch das Weibchen auf die Rindenstücke, streckte langsam die Legeröhre aus und strich mit den Hinterbeinen fortgesetzt darüber, aber es erfolgte keine Eiablage. Am 15. morgens endlich klebten zehn Eier zwischen dem Drahtnetz und dem Holz des Kastens. Am 18. morgens fand ich an den Rindenstücken im Zuchtkasten und zwar meist tief in engen Spalten, weitere 35 Eier. Das ♂ war am 18. April tot. Das ♀ kroch mühsam umher, oft mit ausgestreckter Legeröhre. Dabei wurde der vordere Teil des Abdomens ein wenig gehoben, der Endabschnitt mit der Legeröhre unter den Körper nach vorn umgebogen, und mit der Spitze der Legeröhre tastete es sorgfältig bis tief in allen Spalten der Rinde umher. Ein solches Rindenstück konnte man während dessen ruhig in die Hand nehmen, ohne das Tierchen zu verscheuchen. Es legte in ungefähr einer Stunde noch 40—50 Eier, jedesmal 5—18 Stück. Die Eier glitten ziemlich schnell nacheinander durch die Legeröhre hindurch, mit dem stumpfen Pol voran und wurden dicht nebeneinander in geraden Reihen bis tief in die Spalten hinein abgelegt. Am 19. beobachtete ich das ♀ zuletzt bei der Eiablage. Am 20. war es tot. Es hatte etwa 150 Eier abgelegt. Die Eier wurden mit Rinde und Moos nach den Tagen der Ablage gesondert, sorgfältig in verschiedene Glasschälchen gebracht und teils sehr feucht, teils ziemlich trocken gehalten um desto sicherer einige wenigstens zur Entwicklung zu bringen. Leider trat nun starke Schimmelbildung ein, so daß mehrmals täglich aller Schimmel sorgfältig entfernt werden mußte, wenn nicht von einem Tage zum anderen Eier und Rinde vollständig davon überwuchert sein sollten. Unter Eiern, die am 18. April abgelegt waren, bemerkte ich am Morgen des 1. Mai 15 mit längs aufgeschlitzter Schale. Bei näherer Untersuchung fand ich sie leer, und nach einigem Suchen sah ich im Moos ein schneckenähnliches Tierchen, schnell vorwärts kriechend und mit den Antennen lebhaft umhertastend. Von den 15 ausgeschlüpften waren zwischen Moos und Rindenstückchen nur acht wiederzufinden; einige davon wurden sofort fixiert, die andern auf frische, feuchte Rinde in ein Glasschälchen gebracht.

Nach dem ersten Pärchen schlüpften nun täglich viele Fliegen aus und wurden sofort in den Zuchtkasten gebracht, so daß sich allmählich immer durchschnittlich 60—80 darin befanden. Anfangs waren die Weibchen in der Überzahl, später die Männchen. An trüben, kalten Tagen nahm das Ausschlüpfen ab. Morgens saßen sie still und unbeweglich an den Wänden des Zuchtkastens, gegen Mittag fingen sie an, träge umherzukriechen; nachmittags in der Sonne aber kam reges Leben in die sonst so träge Gesellschaft. Sie krochen dann, summend, und sich gegenseitig an den Flügeln zerrend, an dem Drahtnetz hinauf und zwar stets an der dem Licht zugewandten Seite. Nur an ganz warmen, sonnigen Tagen flog, wenn der Kasten offen stand, die eine oder andere heraus und dann nur eine kurze Strecke. Das Flugvermögen ist nicht besonders ausgebildet. Nicht nur fliegend, sondern auch umherkriechend oder stillsitzend summen sie mit hohem, feinem Ton, was auch Bignell (1891) besonders erwähnt. Dabei vibrieren die übereinandergefalteten Flügel. Täglich waren jetzt viele Fliegen in Paarung und die Weibchen bei der Eiablage zu beobachten. Wo diese sich begegneten, zerrten sie sich unter eigentümlichem Brummen so lange an Flügeln und Beinen, bis eins von der Rinde herunterfiel. Die Paarung findet meist kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen statt, oft sogar, ehe die Flügel entfaltet sind. Der Geschlechtsinstinkt scheint jedoch mangelhaft entwickelt zu sein: denn, wie zum Beispiel Henneguy von gewissen Coleopteren berichtet, so konnte man auch bei *Microdon* häufig zwei ♂♂ in Paarungsversuchen sehen.

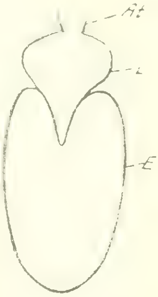
Leider traf es sich so, daß die drei Exemplare der *Microdon mutabilis*-Art, die mir zur Verfügung standen, in großen Abständen voneinander ausschlüpften, so daß das einzige ♀ der Art nicht zur Befruchtung und zur Eiablage kam. Daß diese Art sich mit der anderen paarte, habe ich nicht beobachtet.

Die Lebensdauer der Imagines war durchschnittlich 8—14 Tage. Die Imagines von *mutabilis* und *rhenanus* waren im ganzen viel lebhafter und kräftiger als die beiden anderen Arten.

Die abgelegten Eier wurden aus den Rindenspalten jeden Tag sorgfältig in verschiedene Glasschälchen gebracht, anfangs auf Rindenstückchen, als aber die Schimmelbildung überhand nahm, ohne Rinde. Zur Feuchthaltung wurden die kleinen Behälter mit Müller-Gaze dicht zugebunden und in feuchte Kammern gesetzt. So hielten sie sich besser schimmelfrei, aber eines Morgens waren sämtliche ausgeschlüpften Larven durch die feinen Maschen der Gaze hindurchgekrochen, so daß ich 125 im Wasser wiederfand. Keine nahm dadurch Schaden, sondern ins Trockene gebracht, entwickelten sie sich ungestört weiter.

Die Zeit zwischen Eiablage und Ausschlüpfen betrug durchschnittlich 12 Tage. Das Ausschlüpfen der jungen Larve aus dem Ei geschieht sehr schnell. Von dem spitzen Pol, der Gegend der Mikropyle aus, reißt die Eihülle nach oben und unten in gerader Linie ein, und zwar allmählich bis zu drei Viertel der Ober- und ein Viertel der Unterseite. Man sieht die Antennenspitzen sich lebhaft hin und her bewegen, und der weiche Larvenkörper wird so herausgedrückt, daß der schon außerhalb befindliche Teil breit und flach, der in der Eihüllenöffnung ganz zusammengepreßt ist (Textfig. 2).

Die Eischale wird dabei dorsoventral platt gedrückt, rundet sich aber, wenn sie leer ist, sofort wieder zu ihrer früheren Gestalt ab. Im Laufe des Monats Mai schlüpften über 2000 Larven aus, aber trotz dieses reichen Materials ist es mir nicht gelungen, auch nur eine einzige zur weiteren Entwicklung zu bringen. Alle Versuche, sie am Leben zu erhalten, schlugen fehl; 8—14 Tage nach dem Ausschlüpfen gingen sie zugrunde, ohne merklich gewachsen zu sein oder sich verändert zu haben. Zunächst hatte ich versucht, sie auf Rindenstücken mit Mulm von verschiedenen Feuchtigkeitsgraden zu halten, dann in fein zerriebener Rinde und zwar in Glasschälchen, die mit Müllergaze verschlossen, in feuchten Kammern gehalten wurden. Eine ganze Anzahl ließ ich auch in den Spalten der Rindenstücke im Zuchtkasten ausschlüpfen. Sowohl hier als in einigen Glasschalen brachte ich Ameisen und zwar *Lasius niger* hinzu. Aber bei allen war der gleiche Mißerfolg. Es bildete sich auch hier wieder Schimmel; aber aus einem später noch zu erwähnenden Grunde glaube ich nicht, daß er die einzige Ursache des Mißerfolges war. Es muß irgendeine wichtige Bedingung, die ihnen in der freien Natur geboten ist, zur Weiterentwicklung dieser kleinen Wesen gefehlt haben.



Textfig. 2.

Aus der Eihülle ausschlüpfende junge Larve (schematisiert). *At*, Antennen; *L*, Larvenkörper; *E*, Eihülle.

Zum Glück fand ich das auf diese jüngste Larvenform folgende Stadium in der freien Natur. Nach dem Größenunterschied und der Veränderung der äußeren Chitinhülle zu schließen, mußte zwischen beiden eine Häutung stattgefunden haben. Die beiden größten Larven dieses zweiten Stadiums häuteten sich 2 Tage nachdem ich sie draußen gefunden hatte. Es erschien daraus ein drittes, zu der allgemein bekannten, ausgewachsenen Larve ohne Häutung überleitendes Stadium, so daß in der Entwicklung der Larve drei merklich verschiedene Formen zu unterscheiden sind, deren morphologische Unterschiede im folgenden Teil meiner Arbeit Berücksichtigung finden werden.

Bei der Häutung reißt die Chitinhülle des Rückens in der Mittellinie des Körpers, vorn beginnend, bis zum Tracheenhörnchen in gerader Linie auf; die Larve windet und krümmt sich lebhaft, das Chitin der Bauchseite oder vielmehr nur das der Kriechfläche klebt mitsamt dem Schlundgerüst auf der Unterlage fest. Zwischen Rand und Kriechfläche reißt es, vorn beginnend, bis zu ungefähr drei Viertel ihres Umfanges immer mehr ein, so daß vorn durch den dorsalen Riß und die Trennung von Bauch- und Rückenchitin eine weite Öffnung entsteht. Das Tracheenhörnchen mit den Endabschnitten der beiden Haupttracheenstämme wird mitgehäutet. In etwa einer halben Stunde hat sich die Larve herausgearbeitet.

Von diesen Larven des zweiten und dritten Stadiums brachte es keine bis zur Puppe. Die Exemplare, die ich im 1. Jahre draußen fand, sind teils sehr bald zugrunde gegangen, teils haben sie über den Zeitpunkt der Verpuppung hinaus noch bis August d. J. im Larvenzustand gelebt, waren aber nur wenig größer geworden und gingen dann langsam alle ein. Als von den diesjährigen wieder eins nach dem anderen zugrunde ging, habe ich die letzten Exemplare fixiert. Bei diesen größeren Stadien hatte sich kein Schimmel gebildet. Deshalb glaube ich, daß wie bei diesen, so auch bei den kleinsten irgendein anderer Grund sie bei der künstlichen Aufzucht nicht zur Häutung kommen läßt; denn die vollständige Aufzucht ist mir nur gelungen bei Exemplaren, die alle Häutungen im Freien unter natürlichen Bedingungen durchgemacht hatten. Die Larve des dritten Stadiums ist beim Ausschlüpfen noch weiß und schwach gewölbt, wie die vorhergehenden Stadien; sie bräunt sich aber bald und gewinnt immer mehr das Aussehen der bekannten, ausgewachsenen Larve. Diese häutet sich nicht mehr; denn von ihrem ersten Erscheinen im Freien bis zur Verpuppung habe ich sie beobachtet, und es fand keine Häutung statt. Die Verpuppung geht, wie bei allen Syrphiden, innerhalb dieser letzten Larvenhülle vor sich.

In der freien Natur waren die Puppen von *Microdon* von Mitte April bis Ende Mai, die Imagines von Mitte Mai bis Anfang Juni zu finden, wie auch Wasmann (1909) übereinstimmend berichtet. Im März habe ich jedoch mehrfach beobachtet, daß eine ganze Anzahl, die ich als Larven fand, am anderen Morgen sämtlich verpuppt waren. Die Veränderung der äußeren Bedingungen hatte offenbar Einfluß auf die schnellere Entwicklung ausgeübt. Von Ende Mai bis Anfang Juni fand ich die Eier in Rindenspalten, aber von den jüngsten, eben ausgeschlüpften Larven habe ich, wahrscheinlich wegen ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit, draußen nichts finden können. Ich vermute, daß die Entwicklung von diesem Anfangsstadium bis zur ausgewachsenen Larve verhältnismäßig schnell vor sich geht; denn die zweiten und dritten Stadien fand ich in den Galerien des Holzes und unter der Rinde höchstens von Mitte Juni bis Mitte Juli und zwar im Juli schon zu gleicher Zeit mit ausgewachsenen Larven, so daß zwischen dem Erscheinen der Eier, Ende Mai, und dem endgültigen Larvenstadium also kaum ein Monat liegt, da die junge Larve nach 12 Tagen ausschlüpft.

Über das Verhältnis, in dem die verschiedenen Stadien zu den Ameisen stehen, ist es mir nicht gelungen, positive Ergebnisse zu erlangen. Dazu dürfte eingehenderes, mehrjähriges Studium nötig sein. Wasmann hat von 1892 bis 1905 in seinen künstlichen Ameisennestern Beobachtungen über *Microdon* und deren Larven angestellt und stellt in seiner Arbeit: »Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg« (1909) in Aussicht, darüber weiter zu berichten. Wenn ich im Freien in einem Baumstumpf oder unter einem Stein ein Ameisennest aufdeckte, habe ich immer beobachtet, daß die Ameisen eifrig sich und ihre Brut in Sicherheit bringen und nach wenigen Minuten in die tieferen Schichten geflüchtet sind, während die *Microdon*-Larven von ihnen vollständig ignoriert werden und still an ihrem Fleck zurückbleiben. Diese Beobachtung machten alle, die sich mit den Tieren beschäftigt haben. Wasmann glaubte eine Zeitlang, daß die erwachsenen Larven von den Ameisen gleich großen Schildläusen gepflegt würden, kam aber später zu dem Ergebnis, daß sie gänzlich ignoriert werden. Dagegen beobachtete er eine Beziehung zwischen der ausschlüpfenden Imago und den Ameisen und schreibt darüber 1909: »Das dichte, goldene oder silberne Haartoment dieser Fliegen dient dazu, daß die im Nest frisch ausschlüpfenden Fliegen von den Ameisen nur beleckt, aber nicht aufgefressen werden« (Beobachtungen von Linz am Rhein, Okt. 1896). Diese Beobachtung habe ich nicht machen können. Ich sah nur, sowohl im Freien, als auch in meinem Zuchtkasten, daß die Ameisen stets sehr feindlich auf die Fliegen losgingen und sie an Flügeln und Beinen zerrten. Eier und ausschlüpfende junge Larven brachte ich ebenfalls mit Ameisen zusammen und zwar mit *Lasius niger* und *Formica fusca* und bemerkte auch hier, daß diese sich in keiner Weise darum kümmerten. Daß sie in der Ernährung von ihren Wirten direkt abhängig sind, scheint mir deshalb nicht der Fall, zumal ich die erwachsenen Larven von Juli an bis zu ihrem Ausschlüpfen meist ohne Ameisen hielt. Der Nutzen, den sie aus dem Zusammenleben mit den

Ameisen ziehen, beschränkt sich vielleicht darauf, daß sie beim Ausschlüpfen aus dem Ei die mit Mulm angefüllten Gänge vorfinden, die ihnen die nötige Nahrung bieten.

Wissmann schreibt, es würde interessant sein zu wissen, wovon diese Larven sich ernähren. Wie alle cycloraphen Larven vollständig an die saugende Ernährungsweise angepaßt sind (Becker 1910) und nur flüssige Nahrung aufnehmen, so leben wohl auch die Larven von *Microdon* von den Säften des faulenden Holzkörpers und der Feuchtigkeit des Humus. Jedenfalls habe ich nie feste Nahrungsbestandteile im frisch präparierten Darm gefunden.

Kriechbewegung.

Die Fortbewegung der eben aus dem Ei geschlüpften Larve hat mehr Ähnlichkeit mit der anderer Fliegenlarven als in den späteren Stadien. Sie kriechen verhältnismäßig schnell, durchschnittlich 1,5 cm in der Minute. Der vordere Kopfteil mit den Antennen ist dabei ausgestreckt und etwas in die Höhe gerichtet. Gleichzeitig mit jeder Kriechbewegung wird er abwechselnd nach rechts und links geworfen. Ohne auf der Bauchseite unterstützt zu sein, können die jungen Larven, nur mit dem Hinterrande festhaftend und den Vorderkörper hin und her bewegend, manchmal stundenlang in die Luft ausgestreckt bleiben. Vorwärts und rückwärts kriechen sie gleich schnell. Bei den älteren Stadien verlangsamt sich die Kriechgeschwindigkeit allmählich, und bei den ausgewachsenen ist schließlich die Lust, sich überhaupt fortzubewegen, sehr gering. Dies hängt wahrscheinlich mit der für das schnelle Wachstum nötigen reichlicheren Nahrungsaufnahme bei der jungen Larve zusammen. Später, wenn sie die endgültige Größe erreicht und genügend Material in ihrem Körper aufgespeichert hat, bietet ihr die nächste Umgebung Nahrung genug. Nur wenn sie dem Licht ausgesetzt wird, sieht man sie eilig die Flucht ergreifen und dunkle Stellen aufsuchen.

Läßt man eine dieser großen Larven auf einem Objektträger kriechen und betrachtet sie von der Unterseite unter dem Binocular-Mikroskop, so kann man die Art der Kriechbewegung genau beobachten: Nur das mittlere, ventrale Feld, die eigentliche Kriechfläche, gleitet über die Unterlage, während die Randpartie diese kaum berührt. Die Bewegung der Kriechfläche verläuft wellenförmig von hinten nach vorn und zwar so, daß im letzten Segment beginnend und nach vorn kontinuierlich fortschreitend, immer eine Strecke sich kontrahiert und von der Unterlage abgehoben wird. Erst wenn die Welle vorn angekommen ist, erfolgt ein kleiner Ruck vorwärts. Fast zu gleicher Zeit, ein wenig früher, hat am Hinterende die Wellenbewegung wieder begonnen. Bei der Rückwärtsbewegung geht die Welle in entgegengesetzter Richtung. Diese Art der Fortbewegung unterscheidet sich wesentlich von der der Schnecken, bei denen immer die ganze Sohle auf der Unterlage haftet. Außerdem können Schnecken nicht rückwärts kriechen. Auf den Zusammenhang dieser Art der Fortbewegung mit der Muskulatur werde ich im morphologischen Teil näher eingehen (s. S. 347). Der dichte, feine Haarfilz auf der Unterseite kommt dadurch, daß er beim Kriechen einen gewissen Widerstand bietet, noch zu Hilfe. Außerdem sieht man von Zeit zu Zeit eine Flüssigkeitswelle aus der Mundöffnung treten und sich über die ganze Bauchfläche ergießen, eine Tatsache, die schon öfter erwähnt worden ist, aber immer nur als unsichere Beobachtung. Diese klebrige Flüssigkeit ist aller Wahrscheinlichkeit nach das Secret einiger der großen Drüsen, die sich im Körper der Larve befinden. Es dient wohl dazu, einerseits die Kriechfläche feucht zu halten, damit sie nicht eintrocknet, anderseits sie durch seine Klebrigkeit an der Unterlage festzuhalten.

Im Gegensatz zu dieser Art der Fortbewegung beschreibt Hewitt (1908) die der Larve von *Musca domestica* so, daß sie mit dem Vorstrecken der vorderen Segmente beginnt und die Bewegung von vorn nach hinten fortschreitet.

Äußere Morphologie.

Ei.

Das Ei von *Microdon Eggeri* Mik (Taf. III, Fig. 1) ist durchschnittlich 0,7 mm lang und 0,3 mm breit, von weißer Farbe und ovaler Gestalt, am hinteren Pole stumpfer, nach vorn ein wenig verjüngt. Die spätere Rückenseite der Larve ist durch eine leichte Abplattung zu erkennen. Bei schwacher Vergrößerung erscheint das Ei äußerst zierlich skulpturiert. In ziemlich geraden Längsreihen, die von einem Pole zum andern verlaufen, erheben sich gleichmäßige, schneeweiße Zotten, schmale Zwischenräume freilassend. Ihre Erhebungen erscheinen auch in Quer- oder Schrägzeilen angeordnet. Wo die Breite der Oberfläche zunimmt, werden neue Längsreihen eingeschaltet. Diese äußerste Hülle mit ihren kleinen Erhebungen ist das Chorion. Es ist sehr zart und leicht verletzbar und besteht aus einer weichen, leicht zusammenfallenden Substanz. Betrachtet man ein zusammenhängendes Stück des Chorions bei stärkerer Vergrößerung von der Außenseite, so bekommt man ein Bild, wie es Taf. III, Fig. 2, wiedergibt. Auf der Unterseite (Taf. III, Fig. 3) sieht man ziemlich regelmäßige, dicht aneinanderschließende Rechtecke mit kleinwelligen, hellen Begrenzungslinien und dunklerem Innenraum. Mit Hilfe von Schnitten und diesen beiden Bildern kann man sich den Bau der kleinen Zotten klar machen. Auf rechteckigen Feldern erheben sich nach oben etwas verjüngte, rundliche Höcker. Diesen ist ein kurzer, röhrenförmiger Teil aufgesetzt, der sich oben sternchenförmig erweitert (Textfig. 3). Von den Zacken der Sternchen hängen abgerissene Fetzen herunter. Ähnliche Chorionstrukturen erwähnen Korschelt und Heider (Vergleichende Entwicklungsgeschichte: S. 275) von manchen Orthoptereneiern und erklären ihre Entstehung so, daß die polygonale Felderung der Ausdruck der Follikelepithelzellen ist, von denen das Chorion ausgeschieden wird: »die Leisten entsprechen den Zellgrenzen. Durch Erhöhung der Leisten bilden sich die Höcker und röhrenförmigen Aufsätze, von denen jeder sich über einem Felde erhebt, wenn im Verlauf der Ausscheidung die einzelnen Felder sich voneinander absondern. Ihre Bildung wird dadurch ermöglicht, daß die Follikelzellen lange Fortsätze bilden, um welche herum die Schalensubstanz ausgeschieden wird. Ist dieser Prozeß abgeschlossen, so werden die Zellfortsätze eingezogen, die Innenfläche des Epithels glättet sich wieder und es wird nun nochmals eine zarte Platte über jedem der röhrenförmigen Aufsätze abgeschieden.« — Diese an Heuschreckeneiern beobachtete Chorionbildung macht auch die Entstehung der oben beschriebenen Höcker an Eiern von *Microdon* verständlich. Bei dem Auseinanderweichen von Follikelzellen und Chorion würden die zarten Fetzen entstehen, die von den Zipfeln der sternchenförmigen Platte herabhängen. Die Micropyle hat nichts besonderes. Um die Micropylöffnung herum am spitzen Pol des Eies stehen die Zotten in dichtem Kreise. Unter dem Chorion liegt die derbere, glashelle Dotterhaut. Sie ist glänzend, strukturlos, nur um die Micropylöffnung herum etwas dicker und bräunlich gefärbt. Das Chorion ist mit feinen Nadeln leicht von der Dotterhaut abzulösen, und letztere scheint dem Eiinhalt genügenden Schutz zu bieten; denn Eier mit teilweise, oder in späteren Stadien gänzlich abgelöstem Chorion, haben sich bei meinen Versuchen, wenn sie entsprechend feucht gehalten wurden, weiter entwickelt.

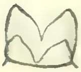
Textfig. 3.

Chorionstruktur des Eies von *Microdon Eggeri* Mik. von der Seite gesehen.

Eben ausgeschlüpfte Larve.

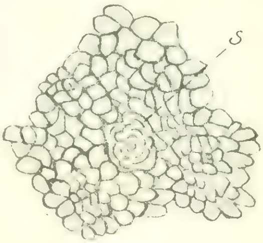
(Taf. III, Fig. 4.)

Die eben aus dem Ei geschlüpfte Larve von Microdon ist durchschnittlich 0,8 mm lang und 0,36 mm breit. Sie ist so zart und glashell, daß man sie mit bloßem Auge kaum sieht und hauptsächlich durch ihre Bewegung wahrnimmt. Deshalb ist sie wohl auch bis jetzt im Freien nicht gefunden worden. Bei näherem Zusehen erkennt man ein weißliches, schnell dahinkriechendes Tierchen von länglicher Form mit einem schwarzen Pünktchen vorn auf der Rückenseite. Dieses Pünktchen ist das durchscheinende Cephalopharyngealskelet. Betrachtet man es unter dem Binocular, so würde man in dem zierlichen, äußerst lebhaften Tierchen die spätere, plumpe Larvenform nicht leicht erkennen, wenn nicht die charakteristischen Antennen, der Borstensaum und das Tracheenhöckerchen auf der Rückenseite sofort in die Augen fielen. In diesem Stadium erinnert es in seinem Habitus noch mehr als später an kleine Nacktschnecken. Es ist ganz weiß, der Körper schlank gestreckt. Auch die bei der späteren Larve nicht mehr sichtbaren vorderen Thoracalsegmente und die Antennen mit den Fühlspitzen sind meist so ausgestreckt, daß der Körper eine hinten breitere, rundliche und nach vorn zugespitzte Form annimmt. Der vorderste Körperabschnitt, der die Antennen trägt, und auf dessen Unterseite die Mundöffnung liegt (Taf. IV, Fig. 19), hat die Form eines abgestumpften Kegels und ist glänzend grauweiß. Er stellt den häutigen Teil des Kopfes dar, auf den ich bei der Besprechung der Segmentierung noch zurückkommen werde. Die Chitinhülle des Rückens liegt als ein leichtgewölbter, ovaler Schild mit zartem, rundum abstehendem Saum dem walzenförmigen, dorsoventral abgeplatteten Körper auf, die ersten, nach vorn sich verjüngenden Segmente freilassend. Nur vorn, in der Mittellinie des Körpers, ist der Saum durch einen deutlichen, ungefähr viereckigen Ausschnitt des Schildes unterbrochen. Durch diesen Ausschnitt ist das schwärzlich erscheinende Schlundgerüst sichtbar, das beim Kriechen immer vor und zurückgeschoben wird. Das Rückenschild läßt die beiden Haupttracheenstämme als deutliche, weiße Stränge durchscheinen, die zu beiden Seiten der Mittellinie des Rückens verlaufen und im Tracheenhöcker enden. Wenn das Tierchen sich zusammenzieht, nähern sie sich einander bis zur Berührung. Nach vorn kann man sie bis in die Gegend des Schlundkopfes verfolgen. Innerhalb des Tracheenhöckers biegen sie nach außen um. Dieser selbst ist nur wenig hervorstehend und von gelblich brauner Färbung (Textfig. 4). Auf kreisförmiger Basis erheben sich vier durch tiefe Einschnitte voneinandergetrennte, zackige Höcker, zwei hintere höhere und zwei vordere, etwas niedrigere. In der Mitte hängen sie durch eine kleine Fläche zusammen, die zwischen den beiden vorderen Zacken flach abfällt. In den beiden vorderen münden die Haupttracheenstämme, in dem hinteren sind kleine Nebenöffnungen (Taf. IV, Fig. 20). Die beiden Längsstreifen, die auf dem Rücken der erwachsenen Larve das mittlere Feld begrenzen, sind auch hier schon als feine, leuchtend weiße Linien sichtbar. Die spätere, komplizierte Chitinstruktur des Rückens ist in diesem Stadium noch nicht ausgebildet. Um so deutlicher treten daher als leuchtend weiße Punkte in regelmäßiger Verteilung die Sinnesorgane hervor, und zwar befinden sich 62 auf dem Rückenschild (Taf. III, Fig. 4 u. Taf. IV, Fig. 20). Sie sind, je nachdem das Tierchen sich streckt oder zusammenzieht, in mehr oder weniger geraden Quer- und Längsreihen angeordnet. Dicht hinter dem viereckigen Ausschnitt stehen vier in gleichen Abständen nebeneinander, hinter diesen zwei etwas weiter auseinander und von hier an in gleichen Zwischenräumen nach dem Hinterende zu sechs Querreihen von jederseits vieren. Darauf folgt vor dem Tracheenhöcker rechts und links eine Querreihe von dreien und schließlich hinter diesen auf jeder Seite noch ein einzelnes. Die beiden mittleren jeder Querreihe bilden gerade Längsreihen von neun Paaren, die von dem vorderen Ausschnitt des Schildes zwischen den beiden Tracheenstämmen bis zum Stigmenhöcker verlaufen. In der Gegend des Stigmenhöckers ist dunkel und verschwommen der Darm sichtbar und die Malpighischen Gefäße sind als gelbe Flecke zu erkennen. Der das Rückenschild rings einfassende, überstehende Saum erscheint verhältnismäßig breiter als bei der ausgewachsenen Larve und macht den Eindruck eines fein gestrichelten Bandes mit glatter Kante. Elf Stellen auf jeder Seite des Saumes sind dadurch ausgezeichnet, daß die Strichelung etwas dichter wird und am distalen Ende in einer Spitze aus dem Saum hervorsteht. Diese hervortretenden Stellen befinden sich im allgemeinen in gleichen Abständen voneinander und zwar übereinstimmend mit den Querreihen der Sinnesorgane. Nur nach hinten zu stehen sie etwas näher zusammen. Die äußere Chitinstruktur ist in ihren Einzelheiten am lebenden Tier, da es immer lebhaft umherkriecht, schwer zu studieren. Bringt man eine dieser jüngsten Larven auf einen Objektträger in einen Wassertropfen, legt vorsichtig ein Deckglas auf und sorgt dafür, daß



Textfig. 4.
Tracheenhöcker der eben ausgeschlüpften Larve.

sie nicht eintrocknet, so kann man sie mehrere Stunden am Leben halten und bekommt ein sehr klares Bild (Taf. IV, Fig. 20). Man sieht durch die Chitinhülle hindurch die Kontraktion des Rückengefäßes und des Darmes, die Malpighischen Gefäße und vor allem bei stärkerer Vergrößerung die Verzweigung der Tracheenstämme bis in die feinsten Verästelungen. Auch das Chitinschild des Rückens erscheint nicht mehr glatt und strukturlos, sondern aus dicht aneinanderschließenden, schuppenartigen Höckern zusammengesetzt, zwischen denen sich wie krause Köpfchen die Sinnesorgane erheben (Textfig. 5). Die kleinen Höcker sind, mit Ausnahme der vorhererwähnten Längslinien, die das mittlere Feld begrenzen, über die ganze Rückenfläche hin rosettenförmig angeordnet. Die Mitte jeder Rosette wird von sehr kleinen Höckern gebildet, auf die rundum nach außen hin immer größere folgen. In den schmalen, hellen Längsstreifen stehen nur diese kleinsten Höcker und zwar in ziemlich geraden Längsreihen. Auf der Grenze des mittleren Feldes sind die Höcker etwas stärker entwickelt und bilden längsverlaufende, kleine Bogen, die vielleicht mit der inneren Segmentierung zusammenfallen. Zwischen den Rosetten der jungen Larve und der polygonalen Felderung der ausgewachsenen finde ich keine Beziehung. Ein Komplex dieser polygonalen Felder würde erst einer Rosette entsprechen.

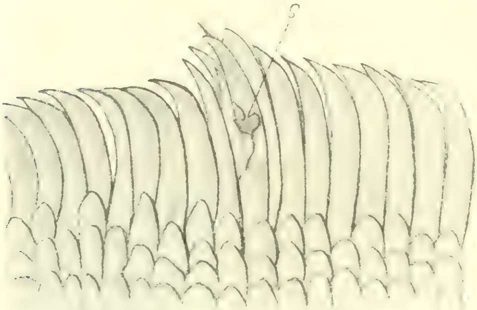


Textfig. 5.

Chitinstruktur auf der Rückenseite der eben ausgeschlüpften Larve. S, Sinnesorgan.

Die Bauchseite des Tierchens, die ebenfalls unter dem Binocular glatt und strukturlos zu sein scheint, ist in ein ovales mittleres und ein dieses rings umgebendes äußeres Feld eingeteilt. Das mittlere Feld, die eigentliche Kriechfläche, wölbt sich etwas vor und wird in der Mitte von einer seichten Längsfurche durchzogen. Die ganze Bauchfläche ist mit sehr feinen, langen Haaren dicht bedeckt, zwischen denen regelmäßig verteilt, ähnliche Sinnesorgane wie auf der Rückenseite stehen, und zwar in der Zahl und Anordnung, wie Cerfontaine (1907) sie von der erwachsenen Larve beschreibt (S. 387) und abbildet (Fig. 2, Taf. XII). Sie sind wegen der dichten Behaarung nicht so leicht zu sehen wie die der Rückenseite. Auf den Bau der verschiedenen Sinnesorgane werde ich bei Besprechung des Nervensystems näher eingehen.

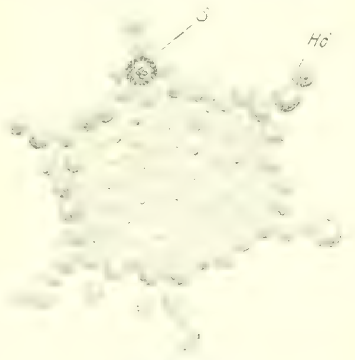
Die feine Strichelung des Chitinsaumes ist durch dicht nebeneinanderstehende, verklebte Borsten hervorgerufen, deren distales, freies Ende leicht nach dem Hinterende des Körpers hin umgebogen ist (Textfig. 6). Über das proximale Ende lagern sich in mehreren Reihen, dachziegelartig sich deckend, kürzere, spitzkegelförmige Borsten, die allmählich in die viel kleineren Höcker des Rückenchitins übergehen. Die oben erwähnten, vorstehenden Stellen werden gebildet durch einige längere, spitze Borsten in Verbindung mit einem von diesen bedeckten Sinnesorgan. Auf der Unterseite sind die verklebten Randborsten ihrer ganzen Länge nach unbedeckt, so daß hier die Strichelung noch deutlicher ist. Nach der Bauchseite hin schließen sich unregelmäßig verteilte, warzenartige, immer kleiner werdende Höckerchen an, die allmählich in winzige Papillen der Bauchfläche übergehen, auf denen die feinen, seidenartigen Haare stehen.



Textfig. 6.
Randborsten der jüngsten Larve mit Sinnesorgan S.

Larve nach der ersten Häutung.

Die Larve nach der ersten Häutung (Taf. III, Fig. 5), d. h. die kleinste, die ich im Freien gefunden habe, ist $3^{1}/_{2}$ mm lang und 3 mm breit. Ob es zwischen diesem und dem jüngsten noch ein Zwischenstadium gibt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, weil ich die jüngste Larve leider nicht bis zur Häutung gebracht habe, wie aus dem biologischen Teil dieser Arbeit hervorging. Ich halte es aber nicht für wahrscheinlich, da die äußeren Veränderungen, hauptsächlich was Größe der Larve und Struktur der Chitinhülle angeht, zwischen diesem und dem dritten Stadium die Mitte halten. Auch diese Larve ist noch ganz weiß, aber schon weniger durchsichtig als die jüngste. Sie hat nicht mehr die längliche, sich nach vorn verjüngende Gestalt des ersten Stadiums, sondern ist gleichmäßig vorn und hinten abgerundet. Die vorderen Segmente und der häutige Kopfabschnitt sind wie bei der ausgewachsenen Larve unter das Rückenschild zurückgezogen, so daß beim Kriechen nur noch die Antennen mit ihren Fühlspitzen unter dem breiter und weniger durchsichtig gewordenen Rückenschild hervorschauen. Der viereckige Ausschnitt am Vorderende ist enger, so daß das Schlundgerüst nicht mehr durchscheint. Die Rückenfläche ist auch hier nur schwachgewölbt, erscheint sogar vollständig eben, wenn sich die Bauchfläche, wie es oft geschieht, in Vertiefungen der Unterlage vorwölbt. Die ganze Gestalt ist breit und flach, nicht mehr abgeplattet walzenförmig. Darm und Malpighische Gefäße sind noch durch die Chitinhülle des Rückens als schwarze und gelbe Flecken sichtbar, ebenso als zarte, grauweiße Linien die beiden Hauptracheenstämme. Bei schwacher Vergrößerung erkennt man auf der Rückenseite dieselbe Einteilung in ein mittleres und zwei seitliche Felder, wie bei der jüngsten Larve; die Zeichnung der Felder hingegen ist schon der des folgenden Stadiums ähnlich. Sie sind ausgefüllt von unregelmäßigen, kleinen Vielecken, die von zarten, hellbraunen Linien begrenzt werden. Ihre Anordnung ist sehr regelmäßig. Sie findet sich beim folgenden Stadium wieder und ist von Cerfontaine 1907 genau beschrieben worden. Es folgen immer auf eine Querreihe von dreien zwei Querreihen von je vier Polygonalen. In den seitlichen Feldern lassen sich sieben ziemlich regelmäßige Längsreihen verfolgen. Die Zusammensetzung der Polygonale ist noch nicht so kompliziert wie bei der ausgewachsenen Larve. Sie kommen durch kegelförmig abgeplattete Höcker von hellbrauner Färbung zustande, die in annähernd gleichen Abständen voneinander stehen und von einem schmalen, hellen Hof umgeben sind (Textfig. 7). Auf der abgeplatteten Fläche der Höcker befindet sich in der Mitte ein runder, heller Fleck umgeben von vielen kleineren, blassen Punkten, wodurch die bei der Larve des folgenden Stadiums so komplizierten Chitinbildungen schon angedeutet sind. Der Innenraum der so begrenzten Polygone ist ausgefüllt von unregelmäßig verstreuten, kleineren Höckern, der Art, wie sie sich bei der aus dem Ei geschlüpften Larve fanden. In den hellen Streifen, die Mittel- und Seitenfelder voneinander abgrenzen, verlaufen Längsreihen von ovalen, schwachen Chitinerhöhungen mit dazwischen liegenden kleinen Höckern. Durch

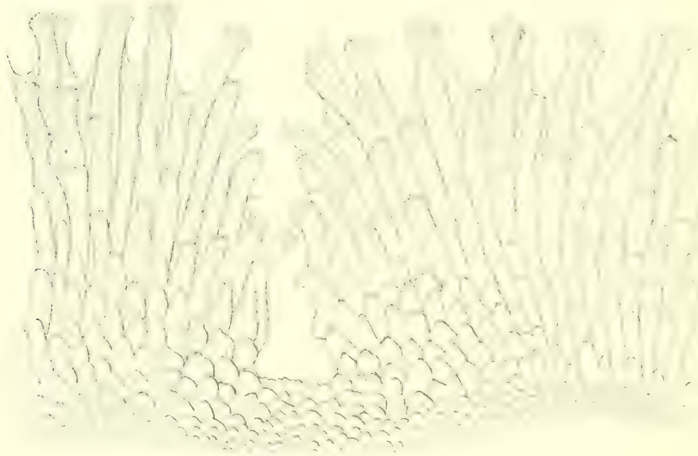


Textfig. 7.
Chitinstruktur auf der Rückenseite der einmal gehäuteten Larve. *S*, Sinnesorgan; *Hö*, kegelförmige Höcker.

stärkere Ausbildung der daran grenzenden Polygonseiten treten die schmalen Streifen deutlich hervor.

Der Tracheenhöcker ist schon sehr ähnlich dem der ausgewachsenen Larve und bei schwacher Vergrößerung als abgeplatteter Kegel von braunrötlicher Farbe zu erkennen. Rund um den Tracheenhöcker läuft eine dunkelrote Rille und in deren Umkreis, auf den eben beschriebenen Höckern, ein Kranz von kräftigen, ungegabelten Borsten.

Die Bauchseite zeigt keine wesentlichen Unterschiede von dem vorhergehenden Stadium. An eingetrockneten oder konservierten Exemplaren zeigt sich die Segmentierung der Larve durch Querfurchen auf der Kriechfläche mit ziemlicher Deutlichkeit.



Textfig. 8.

Randborsten der einmal gehäuteten Larve und zwar am vorderen Ausschnitt.

Der Borstenrand (Textfig. 8) besteht in diesem Stadium nicht mehr aus einfachen Haaren. Es wechselt regelmäßig ein einfaches mit einem dichotom gegabelten ab. Die Gabelung erfolgt ziemlich nahe am distalen Ende. Dabei decken sich immer der linke Ast der einen und der rechte der andern Borste mit ihren Spitzen. Über diesen liegt, beide deckend, die einfache ungegabelte Borste. So entsteht bei schwacher Vergrößerung der Anschein kleiner, nach innen gewölbter Bogen. Diesen Hauptborsten sind kürzere, einfache aufgelagert, und zwar die nächsten mit ihrem distalen Ende bis an den Gabelungspunkt reichend, die folgenden etwas tiefer zwischen zwei solchen und so weiter, immer kleiner werdend und schließlich in die kleinen Höcker des Rückenchitins übergehend. Die freien Enden der größeren Borsten verdicken sich zu einem krausen Köpfchen, die kleineren, mehr kegelförmigen, haben einen knopfartigen Aufsatz. An dem vorderen Ausschnitt sind diese Chitinborsten dichter und kräftiger (Textfig. 8).

Die Sinnesorgane des Borstensaumes und die der Rücken- und Bauchseite treten weniger deutlich hervor als bei der jüngsten Larve. Der Borstensaum erscheint von unten wieder gestrichelt. Nach innen leiten rundliche Höcker mit abgesetzter, kurzer Spitze, allmählich zu den kleineren über, auf denen die Bauchhaare stehen.

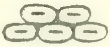
Larve nach der zweiten Häutung.

Die Larve des folgenden Stadiums (Taf. III, Fig. 6) ist $4^1/_2$ mm lang und 4 mm breit, wenn sie bei der Häutung aus der ebenbeschriebenen Hülle ausschlüpft. Sie ist noch ganz weiß, fängt aber bald an, sich gelblich zu färben und wird in einigen Tagen gelblich braun. Die Oberseite ist etwas stärker gewölbt als bei dem vorigen Stadium, der neue Tracheenhöcker zunächst lebhaft rot, wird allmählich braunrot und hat nun seine endgültige Gestalt und Färbung (Taf. III, Fig. 12). Durch das Rückenchitin ist der Darm noch immer sichtbar, die Tracheenstämme nicht mehr. Die Einteilung der Rückenseite in die verschiedenen Felder und die Anordnung der Polygone in diesen Feldern ist dieselbe wie bei der jüngeren Larve. Die schmalen Streifen zwischen Mittel- und Seitenfeldern werden durch vier Querleistchen in fünf Rechtecke eingeteilt. Sie verlaufen seitlich vom Tracheenhöcker aus in leichter Kurve nach vorn auf den mittleren Einschnitt zu. Aber ohne diesen zu erreichen, bilden sie vorher eine kleine Erweiterung an der Stelle, wo später die Stigmenhörnchen der Puppe durchbrechen. In den Seitenfeldern ist eine der Längsreihen aus regelmäßigen Vierecken zusammengesetzt, so daß sie besonders hervortritt. Sie verliert sich vorn und hinten in der übrigen Struktur. Die Grenzen der Polygone sind schon makroskopisch deutlich sichtbar als hohe, feste Leisten von gelblich brauner Färbung, die wie ein zierliches Gitterwerk auf dem weißen, glatten Untergrund liegen. Sie reichen rundum nicht ganz bis an den Borstensaum heran. Von dem Einschnitt am Vorderrande ist nur noch ein Spalt übrig geblieben. Zwischen Borstensaum und Rückenwölbung verläuft im Umkreis eine dunklere erhabene Linie, der Borstensaum erscheint mit bloßem Auge zart und spitzenartig. Die dunkle Linie erweist sich bei schwacher Vergrößerung als eine bürstenartige Leiste, die aus hellbraunen Borsten zusammengesetzt ist. Das bürstenartige dieser Leiste kommt dadurch zustande, daß die kürzeren Reihen der Randborsten, die bei den früheren Stadien den Hauptborsten flach aufliegen, sich hier aufgerichtet haben, wie Cerfontaine (1907) in einem Schnittbild (Taf. XII, Fig. 9) durch die Randpartie darstellt. Die Gabelung der Randborsten erfolgt näher am proximalen Ende, so daß der Saum tiefer eingebuchtet erscheint. Die Randsinnesorgane treten jetzt wieder ziemlich deutlich hervor. Von den Sinnesorganen der Rückenseite ist nichts mehr zu sehen; sie verschwinden ganz in der hohen, gitterartigen Chitinstruktur.

Bei schwacher Vergrößerung erkennt man, daß dieses Gitterwerk aus einem feinen Geflecht von verklebten Haaren besteht. Mit dem weiteren Wachstum der Larve und der Ausdehnung des Chitins wird das dichte Flechtwerk der Leisten lockerer und die Einzelheiten seiner Zusammensetzung lassen sich erkennen. Von einem frischen, noch weichen Exemplar in 70%igem Alkohol kann man mit Hilfe von Nadeln ein zusammenhängendes Stückchen der Leiste loslösen. Nimmt man zur Ergänzung noch Schnitte, senkrecht zur Rückenfläche hinzu, so wird die komplizierte Zusammensetzung derselben klar. Hecht und Cerfontaine haben schon gute und ausführliche Beschreibungen und Abbildungen hiervon gegeben. Aber der Vollständigkeit halber, und um die fortschreitende Entwicklung durch die verschiedenen Stadien hindurch zu zeigen, glaube ich noch einmal kurz darauf eingehen zu dürfen. Die kleinen Polygone werden wie beim vorigen Stadium durch kegelförmige, abgeplattete Höcker gebildet, die dicht aneinander schließen. Auf der Mitte der Höcker erhebt sich ein kurzer, kräftiger Schaft, aus dem ein ziemlich langes, zweispaltiges Haar hervorsteht. Diese Haare sind weich und geschmeidig. Sie gehen über dem Schaft leicht umgebogen nach verschiedenen Seiten auseinander und verflechten ihre gewundenen Enden meist mit benachbarten Haaren. Bei stärkerer Vergrößerung erscheint ihre Oberfläche rauh und die Spitze vielfach gesplissen. Um den Schaft herum erheben sich auf dem Plateau des Höckers ungefähr 20 kleine, pilzförmige Gebilde mit kurzem Stiel, flachem, breitem Hut und leicht aufgeklappter oder unregelmäßig gebogener Krempe (Taf. IV, Fig. 24). Der Innenraum der so gebildeten Polygone ist gelblich weiß. Er wird ausgefüllt von winzigen, schwachgewölbten Vielecken, welche die eigentliche Grundfläche des Rückens bilden. Auf Schnitten, die senkrecht zur Rückenfläche geführt werden, verläuft deshalb die äußere Begrenzung der Cuticula in kleinen Bögen. Da diese hellen Flächen von den verflochtenen Haaren fast bedeckt werden, sieht die ganze Rückenseite auf den ersten Blick einheitlich braun aus und läßt von inneren Organen nichts mehr durchscheinen.

Man fragt sich, wozu eine so komplizierte Chitinbildung dienen kann. HECHT sieht ihre Hauptaufgabe darin, einerseits Fremdkörper von dem Körper der Larve fernzuhalten, anderseits sie dadurch ihrer Umgebung möglichst ähnlich zu machen, daß Sand und kleine Teilchen von Mulm in dem dichten Gewirre der Höcker und Haare festgehalten werden. Die Larven sind damit allerdings immer dicht bedeckt und meist nur schwer von ihrer Umgebung zu unterscheiden. Aber daraus kann ihnen wohl kaum ein Nutzen entstehen; denn da sie im Dunkeln leben, können sie von ihren Feinden, wenn sie überhaupt solche haben, jedenfalls nicht durch das Gesicht wahrgenommen werden. Im übrigen stimme ich aber HECHT zu, wenn er sagt: «Mais pour atteindre ce but la complication de certaines de leurs formes n'était par absolument nécessaire. Il est donc probable que dans ce cas comme dans bien d'autres similaires (colorations compliquées, formes étranges) il faut renoncer à chercher à toute force une raison finale et se résigner à ne voir à la complication inusitée de ces poils que le résultat d'une sorte d'exubérance formative, d'un élan de vitesse acquise dépassant les limites des formes strictement nécessaires à l'animal, sans du reste lui nuire.»

Der Tracheenhöcker der ausgewachsenen Larve von *Microdon Eggeri* Mik macht bei schwacher Vergrößerung den Eindruck, wie ihn Taf. III, Fig. 12, wiedergibt. Genauer betrachtet, ist der Umfang des kleinen Kegels aus ovalen, hellbraunen Plättchen zusammengesetzt, die dunkelbraun umrandet sind und in der Mitte einen dunkeln Längsstrich zeigen. Auf Schnitten stellt sich dieser Längsstrich als schmaler Spalt heraus, in dessen Lumen eine feine, dichte Behaarung nach der Mitte zu hineinragt, wie in manchen Stigmen. An der Basis des Höckers läuft rund herum eine tiefe, dunkelbraune Rille, die aber ganz von dem umgebenden Haarkranz verdeckt wird. Das Chitin des Kegels reicht als glatter Ring noch ein Stück in den Larvenkörper hinein. Nach oben bildet der Höcker zwei seitliche, erhöhte Platten von braunroter Farbe. Auf diesen befinden sich zahlreiche helle Punkte, Öffnungen der kleineren Tracheenäste. In einer Furche zwischen den Platten liegt rechts und links eine größere, leicht sichtbare Öffnung, durch welche die Hauptstämme mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Der Tracheenhöcker des vorhergehenden Stadiums ist nach oben stärker verjüngt, die eben beschriebenen Plättchen sind eher warzenförmig, der dunkle Strich in der Mitte derselben ist heller braun



Textfig. 9.
Plättchen des Kegels.

und ziemlich rund, die Umrahmung schmäler. Die oberen Platten sind lebhafter rot und warzig.

Erwachsene Larve.

Allmählich wird die Rückenseite höher gewölbt, das ganze Tierchen erreicht eine durchschnittliche Länge von 9—10 mm und 7 mm Breite und hat dann in der Form viel Ähnlichkeit mit einer Kaffeebohne. Die Bauchseite weist keine wesentlichen Unterschiede mit den vorhergehenden Stadien auf. Sie ist fleischfarbig, feuchtglänzend. Beim Austrocknen sieht man deutlich die langen, seidenartigen Haare. Von der mittleren Längsfurche gehen feine Querrunzeln aus, und durch Furchen, die sich quer über die Kriechfläche ziehen, ist die Segmentierung angedeutet. Taf. IV, Fig. 19, stellt die vordere Partie der ausgewachsenen Larve, von der Bauchseite gesehen dar, und zwar den häutigen Kopfabschnitt mit den zweispitzigen Antennen und der Mundöffnung. Die Abgrenzung der vorderen Thoracalsegmente ist in diesem Stadium äußerlich nicht zu erkennen.

Manche noch genauere Einzelheiten über die äußere Morphologie der ausgewachsenen Larve sind in der Arbeit von Cerfontaine zu finden.

Puppenstadium.

Da die Larven von *Microdon* sich in der letzten Larvenhaut verpuppen, ist von der äußeren Puppenhülle wenig neues zu berichten, außer, daß sie in der Gestalt höher gewölbt und schmäler, in der Färbung dunkler wird. Das Chitin wird hart und spröde. Öffnet man die Hülle einige Tage nach der Verpuppung, so findet man die Entwicklung schon weit vorgeschritten. Taf. IV, Fig. 30, veranschaulicht dieses Stadium von der Bauchseite, Fig. 31 von der Rückenseite gesehen. Die einzelnen Teile des Körpers sind von einer zarten, durchsichtigen Haut umhüllt, die drei Beinpaare liegen dicht beieinander gegen den Kopf gepreßt und lassen schon die spätere Gliederung erkennen. Vom Rücken her schlagen sich die Flügel als breite Lappen nach der Bauchseite um. Die Stigmenanlage und die Segmentierung des Abdomens sind deutlich zu sehen. Die Querfurchen zwischen den Segmenten ziehen sich auch hier nur über die bei der Larve als Kriechfläche bezeichnete Partie. Zwischen den Beinpaaren kommen als drei rundliche Erhöhungen jederseits die Thoracalsegmente hervor. Der Kopf ist gegen die Bauchseite gepreßt. In seiner Verlängerung sieht man die Anlage des Rüssels, nämlich in der Mitte die Oberlippe und seitlich als längliche, bläschenförmige Gebilde, die Maxillen. Auf dem Scheitel des Kopfes stehen als zwei kurze Zapfen die Antennen, die schon die spätere Dreigliedrigkeit erkennen lassen. Zwischen den Antennen zieht sich eine schwache Furche längs über die Gesichtsfläche, und seitlich davon liegen als knopfartige Anlage die Facettenaugen.

Auf der Rückenseite (Taf. IV, Fig. 31) herrscht noch dieselbe Einteilung in ein mittleres und zwei seitliche Felder, wie bei der Larve der letzten Häutung. Selbst die Begrenzung des mittleren Feldes durch die Bogenlinie, wie sie schon bei der aus dem Ei schlüpfenden Larve ausgeprägt war, ist noch vorhanden, ebenso am Hinterende die weiten Tracheenöffnungen der Larve. Anderseits sind Thorax und Schildchen schon gegen das Abdomen abgesetzt. Der Hinterleib läßt noch keine Gliederung erkennen. Die Stigmenhörnchen der Puppe sitzen auf zarten, durchsichtigen Kugeln, die von der Puppenhülle gebildet werden und einfache Tracheenstämme durchtreten lassen. ELDITT hatte bei seinen Beobachtungen irrtümlich behauptet, die Puppenhörnchen gingen aus dem hinteren Kopfabschnitt hervor, bis BERTKAU ihre Lage am vorderen Prothorax feststellte. Die hellen, runden Flecke auf der Rückenseite der Puppe sind Überreste des larvalen Fettkörpers.

Innere Morphologie.

Methoden.

Um eine Übersicht über die inneren, morphologischen Verhältnisse der Larve zu bekommen, wurden hauptsächlich die ausgewachsenen Larven benutzt, einerseits, weil sie reichlicher zur Verfügung standen als die jüngeren, anderseits, weil die jüngsten Stadien ihrer Kleinheit wegen ungeeignet waren. Zwei Methoden kamen dabei zur Verwendung, nämlich das Präparieren unter dem ZEISSschen Binocularmikroskop und die Schnittmethode. Die beiden Methoden haben sich erfreulich ergänzt; denn mancher Irrtum, der sich bei der Anwendung nur einer Untersuchungsmethode eingestellt hatte, wurde durch die andere wieder beseitigt. Das Schneiden der ausgewachsenen Larven war mit einigen Schwierigkeiten verbunden, und es hat lange gedauert, bis gute lückenlose Serien gelangen. Die verschiedensten Fixationsflüssigkeiten wurden angewandt, aber alles scheiterte an der dicken Chitinhülle des Objekts. Folgende Methode hat sich schließlich als erfolgreich erwiesen: Die Larven wurden in eine Fixationsflüssigkeit von gleichen Teilen absoluten Alkohols, konzentrierten Kochsalzsublimats und konzentrierter Pikrinsäure in Glasröhrchen gebracht und diese in kochend heißes Wasser gesetzt. Die Larven streckten sich darin schön glatt und waren bald prall gewölbt. Die Segmentierung tritt dann auf der Bauchseite deutlich hervor. Nach 5—6 Stunden waren sie gut fixiert, wurden mit dem Rasiermesser quer durchschnitten, dann in 70%igen, 95%igen, absoluten Alkohol, Äther und Celloidin übergeführt. Von nicht durchschnittenen oder wenigstens angeschnittenen Larven ist es mir nicht gelungen, brauchbare Serien zu erhalten. Das Celloidin drang nicht genügend ein. Die Schnitte blieben inwendig weich. Die Hälften wurden mit dem JUNGschen Schlittenmicrotom geschnitten in Serien von 20—40 μ, einzelne Schnitte zu feineren Untersuchungen von 5 μ; die Färbung der Celloidinschnitte geschah meist mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Eosin. Nach der Färbung wurden sie entwässert und zur Erhaltung des Celloidins aus 95%igem Alkohol in Karbol-Xylol und schließlich in Kanadabalsam übergeführt.

Segmentzahl.

Die Frage nach der Segmentzahl der cycloraphen Dipterenlarven bietet manche Schwierigkeiten und ist von den verschiedenen Autoren, die sich damit beschäftigt haben, verschieden beantwortet worden. NEWPORT (1839), dessen Arbeit mir nicht vorgelegen hat, zählt nach Angabe HEWITTS bei *Musca vomitoria* 14 Segmente, eventuell sogar 15, da zwei der vorderen verschmolzen sein sollen. WEISMANN (1863) nimmt zwölf Segmente an mit dem Kopfsegment, VAN REES acht Abdominalsegmente, BRAUER (1883) ebenfalls zwölf für alle Cycloraphen, nämlich hinter dem fühlertragenden Ring nur elf wahre Segmente, drei Thoracal- und acht Abdominalringe, bei denen aber der letzte bei vielen sicher aus zwei Segmenten gebildet sei. LOWNE (1900) zählt sogar 15 postorale Segmente. HEWITT (1908) richtete sich bei der Bestimmung der Segmentzahl von *Musca domestica* nach der Anordnung der Körpermuskulatur und kam zu der Annahme von 13 Körpersegmenten, einschließlich des problematischen Kopfsegmentes, eine Zahl, die SCHINER (1862) als die gewöhnliche bei Dipterenlarven angibt. Dabei neigt aber HEWITT zu der Ansicht, daß das erste postorale Segment ein Rudiment der in den Körper eingezogenen Kopfregion sei, also das folgende, zweite, erst das Prothoracalsegment vorstelle. Nach dieser Auffassung käme man dann doch wieder auf BRAUERS elf wahre Körpersegmente heraus. Bei der vorliegenden Larve ist die Frage dadurch noch besonders erschwert, daß die Segmentgrenzen beim lebenden Tier kaum wahrzunehmen und die Thoraxsegmente sehr unscheinbar und zum Teil eingezogen sind, so daß man sie bei der erwachsenen Larve kaum sieht.

An der kleinen, jüngsten Larve dagegen treten die Thoracalsegmente bei einer besonderen Behandlung ziemlich deutlich hervor, die Segmente des Abdomens sehr schwach. Wenn man die jungen Larven in 70%igen Alkohol bringt, so bläht sich meist die Bauchseite dick auf, werden sie dann in Kalilauge gekocht, so streckt sich der vordere Teil glatt aus; die ganze Chitinhülle ist prall gewölbt. Mit Kongorot gefärbt, bekommt man unter dem Binocular die günstigste Ansicht der vorderen Partie der Larve. Poujade ist der erste, der die Segmentzahl erwähnt. In der Beschreibung der lebenden Larve heißt es: «Annulis non conspicuis», von der in Alkohol konservierten, daß acht Segmente vorhanden zu sein scheinen. Cerfontaine geht etwas ausführlicher darauf ein: «Sur un individu durci . . . j'ai pu nettement distinguer dans l'étendue de la surface de reptation des sillons indiquant une segmentation métamerique. Les segments paraissent être au nombre de dix, l'antérieur correspond à la partie céphalique, les 3 suivants sont les anneaux thoraciques, et les six derniers seront les segments abdominaux. La bouche se trouve sur le segment céphalique.» Am lebenden Tier sieht man manchmal auch auf der Rückenseite eine schwache Segmentierung. Wenn man nämlich die ausgewachsene Larve reizt, z. B. durch öfteres Berühren auf der Rückenseite, so zeigen sich hier meist segmentale Einschnürungen, aber nur in den mittleren Segmenten deutlich. Bei der oben besprochenen Behandlung der jungen Larve sieht man hinter dem häutigen, antennentragenden Teil des Kopfes noch zwei deutlich abgegrenzte, walzenförmige Segmente frei ausgestreckt, auf die nach hinten neun mit dem Rückenschild in Verbindung stehende folgen, so daß bei der Larve von *Microdon* ebenfalls elf wahre Körpersegmente vorhanden sind. In dieser Auffassung der Segmente werde ich bestärkt durch die Lage der später zu besprechenden thoracalen Imaginalscheiben.

Der nach Brauer bei allen acephalen Dipterenlarven häutig bleibende, antennentragende Ring, auf dessen Unterseite sich die Mundöffnung befindet, ist nicht als eigentlicher Kopf aufzufassen. Henneguy (1904) gibt ihm den treffenden Namen: Pseudocephalon. Der eigentliche Kopf ist durch Hypodermiseinfaltung vollständig in die Thoracalsegmente eingezogen und mit dem Pharynx zu einem kompakten, einheitlichen Gebilde, dem Cephalopharyngealskelet[1] oder

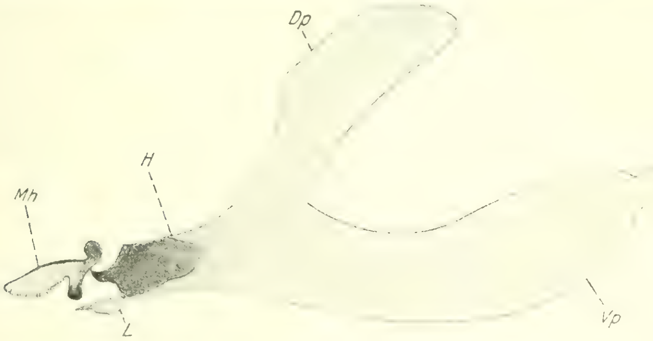
---

[1] Das Wort Cephalopharyngealskelet scheint mir für dieses Gebilde nicht sehr geeignet, da der Schlundkopf aus einem »Komplex von Chitin, Muskeln und Geweben« besteht. Becker (1910). Richtiger würde es wohl, um Mißverständnisse zu vermeiden, gleichbedeutend mit Schlundkopfgerüst angewandt.

Schlundkopf verschmolzen. In diese Verschmelzung ist sogar ein Teil des ersten Thoracalsegmentes hineingezogen, der sich mit dem Zurückweichen des hinteren Kopfabschnittes notwendigerweise einstülpen mußte. Auf Schnitten durch die vordere Partie der Larve läßt sich die Fortsetzung des Schlundkopfepithels in die Hypodermis des Pseudocephalon einerseits und der Thoraxhypodermis anderseits genau verfolgen. Die Cuticularauskleidung dieser Hypodermiseinfaltung, also das eigentliche Kopfskelet, bildet mit dem Chitin des Pharynx das einheitliche Schlundgerüst, eigentlich richtiger Schlundkopfgerüst, den Hakenapparat WEISMANNS. WEISMANN hat bei der Embryonalentwicklung der Musciden die Einstülpung des Vorderkopf- und Mandibularsegmentes direkt beobachtet; BECKER dagegen kommt in seiner Arbeit: »Über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven« (1910) durch vergleichende Studien an eucephalen und acephalen Dipterenlarven zu der Überzeugung, daß der Kopf der Muscidenlarven eingezogen, nicht eingestülpt ist. Er stimmt in dieser Deutung des Muscidenkopfes mit HOLMGREN (1904) überein, der seinen Untersuchungen eine andre Formenserie zugrunde legte. Zu seinem Vergleichsmaterial gehört auch die Larve einer südamerikanischen *Microdon*-Art. Er kommt zu dem Resultat, daß »die Kopffalte dieser Larve, die oben in der Mundhöhle beginnt, von Kopf- und Thoracalsegment gebildet wird. Die Teile dieser Falte wachsen miteinander zusammen und bewirken hierdurch das Festhalten des Kopfes in eingezogenem Zustande. Morphologisch besteht somit bei diesen Arten die biologisch als Kopf fungierende Partie teils aus dem Kopf, teils aus einer Thoracalpartie«.

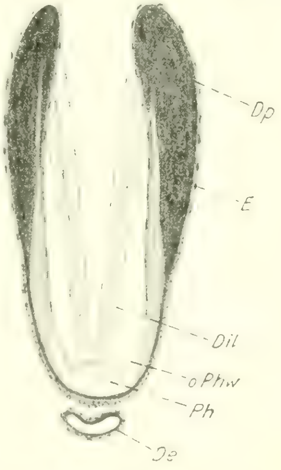
Schlundgerüst.

Das Schlundkopfgerüst hat bei einer Larve von *Microdon* nach der zweiten Häutung eine Länge von $1^1/_4$ mm (Taf. V, Fig. 32). Es lassen sich drei gesonderte Abschnitte daran unterscheiden (Textfig. 10). Der erste hintere Abschnitt besteht aus zwei Platten, einer breiten, ventralen, schaufelförmig gebogenen und einer dorsalen, die sich, in spitzem Winkel von der ventralen ausgehend, nach hinten erstreckt. Die Dorsalplatte ist an ihrem distalen Ende in der Mitte tief gespalten und steht gleich zwei Flügeln von der ventralen ab. Diese letztere zeigt an ihrem seitlich umgebogenen Teile polygone Felderung, der mittlere Teil ganz feine Längsstreifung; er stellt die Ventralwand des Pharynx dar. Gemäß ihrer Entstehung durch Einfaltung der Hypodermis weisen diese Platten eine innere und eine äußere Epithellage auf. An dem inneren Epithel der dorsalen Platte setzen seitlich kräftige Dilatatormuskeln an (Textfig. 11), die an der oberen Pharynxwand



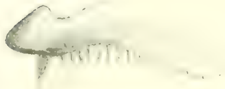
Textfig. 10.
Schlundkopfgerüst von der Seite gesehen. *Dp*, Dorsalplatte; *Vp*, Ventralplatte; *H*, Halsteil; *Mh*, Mundhaken; *L*, Labium.

inserieren. Durch Kontraktion erweitern sie das Lumen des Pharynx beträchtlich und rufen auf diese Weise eine kräftige Saugwirkung hervor. Nach vorn stehen Dorsal- und Ventralplatte unten und seitlich miteinander in Verbindung und bilden den mittleren Abschnitt des Schlundkopfgerüstes, den röhrenförmigen Halsteil. Den dorsalen Verschluß des Halsteiles bildet die obere Pharynxwand. Der Hals ist seitlich stark verdickt und endet jederseits in einem kräftigen, nach oben gerichteten Haken, die als Stützpunkte der Mundhaken dienen. Das dünnere, ventrale Chitin des Halsteiles setzt sich allmählich in die normale Chitinauskleidung der Mundhöhle fort. Von den Seiten der Pharynxwand erstrecken sich zwei dünne Chitinspangen nach vorn, vereinigen sich an ihren Enden und ragen als Spitze dorsal in die Mundhöhle hinein (Taf. V, Fig. 33). Auf den Halsteil folgen nach vorn als letzter Abschnitt die Mundanhänge. Mit den hakenartigen Seitenteilen des Halses gelenkig verbunden sind die beiden kräftigen Mundhaken, «la pièce medio-dorsale antérieure

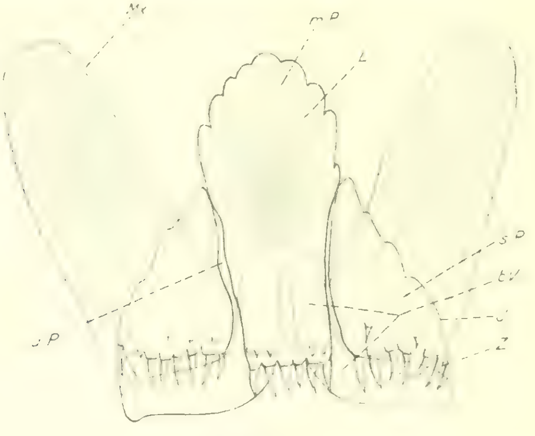


Textfig. 11.
Querschnitt durch den hinteren Teil des Schlundkopfes. *Dil*, Dilatatormuskulatur; *Dp*, Dorsalplatte; *E*, Epithel; *Ph*, Pharynx; *oPhw*, obere Pharynxwand; *De*, gemeinsamer Drüsenausführgang.

Cerfontaine's». Es sind rundlich gebogene, vertikal gestellte Platten (Textfig. 12), die mit ihren distalen Enden zusammenneigen und an ihrem ventralen Rande scharf gezähnt sind. Die Einschnitte der Zähne setzen sich auf dem Rücken als Streifung fort. Holmgren erklärt diese Mundhaken für homolog mit den gegenständigen Mandibeln der orthoraphen Dipterenlarven. Weismann dagegen hat bei der embryonalen Entwicklung der *Musca*-Larve außer diesen noch andere Gebilde beobachtet, die er als Oberkiefer anspricht, und hält die ersteren für Neubildungen. Dicht unter dem vorderen Ende des Halsteiles liegen zwei weitere Mundanhänge, zunächst zwei schlanke, zarte Platten in horizontaler Lage (Textfig. 13 *Mx*) mit glatten Rändern und abgerundetem distalen Ende. Holmgren vermutet in dieser paarigen Anlage die Maxillen. Ihnen aufgelagert liegt das komplizierteste Stück der Mundanhänge (Textfig. 13 *L*); es ist schon von Holmgren und Cerfontaine erwähnt, aber nicht beschrieben worden, und die Abbildungen lassen die komplizierte Zusammensetzung nicht erkennen. Das Ganze bildet eine Art Tüte, deren Öffnung nach hinten und deren Spitze nach vorn gerichtet ist. Es hat ungefähr die Gestalt eines Dreiecks und ist etwa 0,1 mm lang. Die Oberseite der Tüte besteht aus einem mittleren und zwei seitlichen Plättchen, die nur oben zusammenhängen. Vorn ist der Rand der

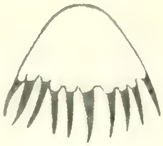


Textfig. 12.
Mundhaken.



Textfig. 13.
Mx, Maxillen; *L*, Labium; daran: *mP*, mittleres, *s.P*, seitliches, *u.P*, unteres Plättchen; *U*, Übergang der Ober- in die Unterseite; *bV*, bogenförmige Verdickung des unteren Plättchens; *Z*, nach hinten gerichtete Zähne der oberen Plättchen.

Plättchen ausgekuppt, hinten mit kräftigen, langen Zähnen versehen. Die äußeren Ränder der seitlichen Plättchen biegen ventralwärts um und setzen sich fort in eine darunter liegende Platte, die nach der Spitze der Tüte zu mit der oberen verschmolzen ist, im übrigen mit ihr einen Hohlraum umschließt. Den Zähnen gegenüber, etwas weiter nach hinten reichend, schließt sie mit einer bogenförmigen Verdickung ab. Nach der Spitze hin ist die Tüte ventralwärts gebogen, nach hinten zu mit den Seitenrändern leicht aufgebogen. Die Muskeln, die an diesem Gebilde ansetzen, bewirken, daß die Spitze noch mehr nach unten gezogen wird. Holmgren bezeichnet es nur als unpaare, dreieckige Platte und hält es für das Labium. Bei der aus dem Ei geschlüpften Larve ist die seitliche Chitinverdickung des Halsteiles schlanker, (Taf. V, Fig. 33), das Labium (?), soviel ich bei der Kleinheit des Objektes erkennen konnte, einfacher gebaut; es besteht aus einer dreieckigen, seitlich umgebogenen Platte (Textfig. 14) mit verhältnismäßig noch kräftigeren nach hinten gerichteten Zähnen. Wahrscheinlich bildet es aber auch in diesem Stadium keine einfache Platte. Die übrigen Mundteile sind wie die der ausgewachsenen Larve. Die verdickten Partien des Schlundkopfgerüstes und seiner Anhänge sind braunschwarz, das übrige gelblichbraun. Es wäre zwecklos, über die Homologie dieser verschiedenen Mundteile, besonders über die Bedeutung der Mundhaken, Vermutungen auszusprechen, ohne sie durch vergleichende entwicklungsgeschichtliche Studien stützen zu können.

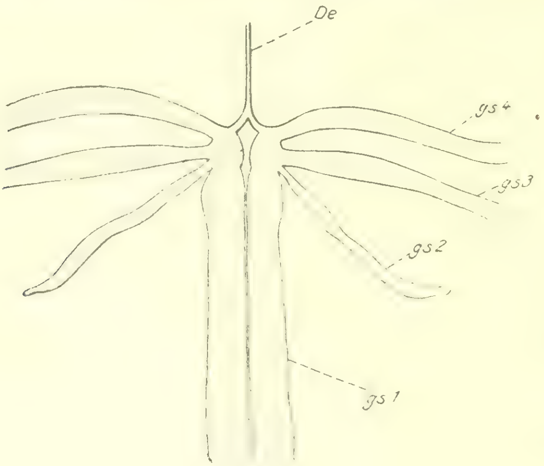


Textfig. 14.
Labium der eben ausgeschlüpften Larve.

Darmsystem.

(Taf. V, Fig. 34.)

Die Mundöffnung liegt ganz vorn auf der Mittellinie der Bauchseite und bildet einen X-förmigen Spalt. Sie führt in die geräumige Mundhöhle. Vorn, dorsal in der Mundhöhle, liegen die beiden Mundhaken, die beim Öffnen des Mundes sichtbar werden, aber nicht daraus hervortreten. Ventral von diesen, etwas weiter nach hinten schließt sich das Labium (?) an. Dicht hinter dem Labium mündet der gemeinsame, enge Ausführungsgang von vier Paar Drüsen in die Mundhöhle. Dieser gemeiname Ausführungsgang (Textfig. 15 *De*) gabelt sich, dicht unter dem Schlundkopf verlaufend, bald in zwei Äste, die sich zu einer kleinen Ampulle erweitern. Von den beiden Ampullen gehen jederseits vier Drüsenschläuche aus, und zwar drei mehr seitlich und einer dicht neben dem entsprechenden der anderen Seite liegend, gerade aus nach hinten. Diese vier Drüsenpaare haben merklich verschiedene äußere und histologische Beschaffenheit und daher jedenfalls auch verschiedene Funktion. Die beiden mittleren sind am längsten und weitesten. Sie verlaufen mit ziemlich gleichbleibendem Lumen dicht über der Bauchseite ungefähr bis zum letzten Drittel der Körperlänge und sind mit ihren Enden umeinander gewunden. Sie bestehen aus einer einfachen Lage sehr großer, flacher, polygonaler Zellen mit auffallend großen, runden Kernen und färben sich mit Hämatoxylin sehr dunkel. Das erste seitliche Drüsenpaar ist dem mittleren histologisch sehr ähnlich, nur sind die Zellen und Kerne etwas kleiner. Die beiden übrigen Drüsenpaare sind viel zarter und durchsichtiger und färben sich schwach. Die Kerne sind kreisrund, kleiner und lockerer als bei den anderen Drüsen. Das zweite dieser beiden Paare ist das kürzeste und engste von allen. Die Chitinauskleidung des gemeinsamen Ausführungsganges zeigt, wie die Intima der Tracheen, Spiralverdickung. Über die Funktion dieser verschiedenen Drüsenpaare kann ich nichts Bestimmtes sagen. Die beiden längsten, nach hinten verlaufenden, scheinen nach ihrer histologischen Ähnlichkeit mit denen anderer Dipteren die eigentlichen Speicheldrüsen zu sein, die die Umsetzung der Nahrung befördern. Die beiden durchsichtigen Paare liefern wahrscheinlich das flüssige Secret, das von Zeit zu Zeit stoßweise aus der Mundöffnung austritt und bei der Fortbewegung hilft; das vierte Paar tritt vielleicht



Textfig. 15.

Vier Drüsenpaare *gs*1, *gs*2, *gs*3, *gs*4, *De*, gemeinsamer Ausführgang.

bei der Verpuppung oder auch schon bei den Häutungen in Funktion, da sich die Larve in diesen Stadien mittels eines schleimigen Secretes auf der Unterlage festklebt. Die Mundöffnung führt in den mit dem reduzierten Kopfskelet verschmolzenen Pharynx. Die Innenwandung des Pharynx ist stark chitinisiert; aber vergebens habe ich auf Schnitten durch diese Partie nach den sogenannten T-Rippen auf der ventralen Pharynxwand gesucht, von denen Becker (1910) schreibt: »Diese T-Rippen sind bei allen bis jetzt untersuchten, freilebenden cycloraphen Dipterenlarven vorhanden. Sie fehlen dagegen bei den parasitisch lebenden Larven.« Er hat sie für *Anthomyia* und *Musca* festgestellt und abgebildet. Es handelt sich um neun T-förmige Chitinleisten, die sich auf der unteren Pharynxwand erheben und in deren Längsrichtung verlaufen. Auf diese Weise bilden sie zunächst oben offene Kanäle, nach hinten aber verschmelzen ihre oberen Querbalken mit einander und mit der seitlichen Pharynxwand, die Vertikalbalken schwinden. Sie ragen somit als Platten frei in das Lumen des Pharynx hinein und teilen diesen in zwei übereinanderliegende Hohlräume. De Meyere (1001) beschreibt sie von der *Lonchoptera*-Larve, Hewitt von *Musca domestica*, Holmgren von einer schon vorher erwähnten südamerikanischen *Microdon*-Art. Bei der von mir untersuchten Larve von *Microdon Eggeri* fand ich die untere Pharynxwand auf allen Schnitten, sowohl älterer als jüngerer Stadien, völlig glatt. Nach den deutlichen und übereinstimmenden Abbildungen, die Holmgren, Hewitt und Becker davon geben, scheinen diese Gebilde doch leicht dort zu erkennen zu sein, wo sie wirklich vorhanden sind.

Am hinteren Ende ist der Pharynx etwas aufwärts gebogen und mündet am Ende des Schlundkopfes in den engen Oesophagus. Dieser verläuft in gerader Linie zwischen den Hirnanhängen und nach seinem Durchtritt durch den Schlundring über dem Bauchmark hin, bis er kurz hinter dem Ende des Bauchmarkes in den birnförmigen Proventriculus eintritt. Der Proventriculus ist nach den Beobachtungen von Weismann, Kowalewsky und van Rees über die Muscidenentwicklung aus einer Einstülpung des Oesophagus hervorgegangen und besteht demnach histologisch aus einer dreifachen Zellenlage. Der eingestülpte Teil des Oesophagus hängt ein wenig in den Mitteldarm hinein. (Taf. V, Fig. 34). Die innere Schicht wird, wie der ganze Oesophagus, aus einer einfachen Lage mittelgroßer Zellen mit faltenreicher Chitinauskleidung gebildet, die mittlere Schicht aus großen, klaren Zellen, die in einfacher Lage, in der Richtung ihrer Längsachse radial um die innere Schicht angeordnet sind. Sie sind von der Fläche gesehen länglich polygonal und haben ziemlich große, kreisrunde Kerne. Beim Übergang der mittleren in die äußere Schicht (Taf. IV, Fig. 21) befindet sich ein Ring von sehr kleinen, stark gefärbten polygonalen Zellen, die nach KOWALEWSKYS Ansicht bei *Musca vomitoria* die Imaginalanlage des Anfangsdarmes, nach LOWNE die des Proventriculus darstellt. Zu letzterer Ansicht neigt auch HEWITT für *Musca domestica*. Die äußere Schicht besteht aus einer einfachen Lage undeutlich abgesetzter Zellen, mit großen, ovalen Kernen, die sich sehr dunkel färben. Sie gehen allmählich in die kleineren Zellen des Mitteldarmes über. Auf der Grenze von Proventriculus und Mitteldarm münden nach hinten vier rundliche Blindsäcke. Das Lumen dieser Blindsäcke ist sehr eng. Ihre Wandung besteht im Querschnitt aus zwei oder drei in das Lumen vorspringenden, ziemlich großen Zellen.

Der Mitteldarm verläuft in mehreren Windungen auf der Rückenseite. In den Anfangsteil des Enddarmes münden, wie bei allen Dipterenlarven, vier MALPIGHIsche Gefäße, die im Leben intensiv gelb gefärbt sind und in einen dichten Knäuel verwickelt auf der Rückenseite der Larve im Fettkörper liegen. Sie münden getrennt, nicht, wie WEISMANN für *Musca vomitoria* angibt, und HEWITT für *Musca domestica*, je zwei mit gemeinsamem Ausführgang. Der Mitteldarm geht ohne Veränderung der histologischen Beschaffenheit in den Enddarm über. Dieser verläuft gerade aus nach hinten und mündet mit vertical verlaufendem erweitertem Rectum auf der Bauchseite im letzten Segment. Die quergestreifte Ringmuskulatur des Enddarmes ist deutlich zu erkennen. Dicht neben dem spaltförmigen After münden mit langem, fadendünnem Ausführgang rechts und links je eine mächtig entwickelte, aufgerollte Analdrüse nach außen.

Tracheensystem.

(Taf. IV, Fig. 20.)

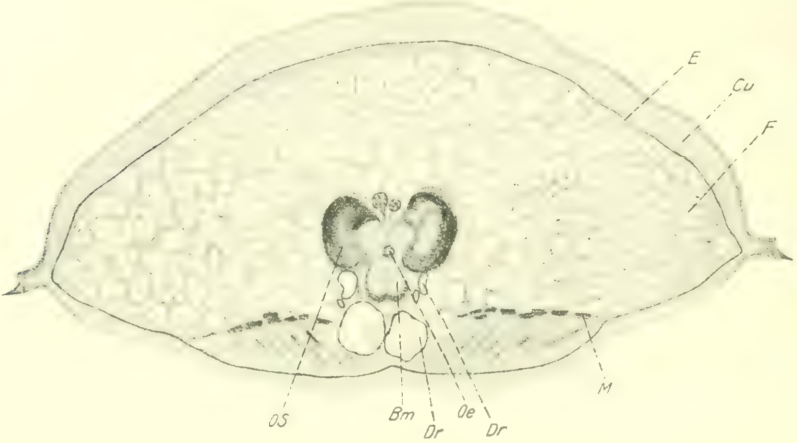
Das Tracheensystem läßt sich am besten an der eben aus dem Ei geschlüpften Larve studieren. Betrachtet man diese lebend unter Deckglas in einem Wassertropfen, so sind die Tracheen schon bei mäßiger Vergrößerung bis in ihre feinsten Verästelungen deutlich sichtbar. Von dem Tracheenhöcker aus gehen zwei Hauptstämme geradlinig bis in die Thoracalregion. In ihrem Verlauf durch den Körper verjüngen sie sich allmählich; nach rechts und links geben sie Nebenzweige ab und zwar in jedem der letzten acht Segmente einen inneren und einen äußeren, die sich ihrerseits wieder weiter verzweigen. Die Hauptstämme sind in jedem Segment durch Queräste miteinander verbunden. In der Thoracalregion lösen sich die Hauptstämme in ein Bündel von feineren Ästen auf und strahlen in die vordere Partie der Larve aus. Dagegen erwähnt Cerfontaine nur fünf von den Hauptstämmen nach außen abgehende Nebenäste, die ihm nach ihrer Lage im Körper der Larve den fünf ersten Abdominalsegmenten anzugehören scheinen. Er vermutet, daß sie den fünf Abdominalstämmen entsprechen, die von Künckel d'Herculais für die Volucellen beschrieben worden sind. Der Endverlauf der Hauptstämme, wie Cerfontaine ihn ausführlich beschrieben und abgebildet hat, stimmt mit meinen Beobachtungen überein. Bei ihrem Eintritt in den Tracheenhöcker nähern sie sich bis zur Berührung und erweitern sich zu kleinen Ampullen, welche durch einen kurzen, weiten Stamm mit der Hauptöffnung der entsprechenden Seite, und durch viel kleinere mit den Nebenöffnungen in Verbindung stehen.

In denselben, vorher erwähnten fünf Segmenten beobachtete Cerfontaine auf Querschnitten durch den Körper der Larve an der Bauchseite Hypodermiseinfaltungen, die er mit den seitlichen Tracheenstämmen in Verbindung bringt. Er hält sie nämlich für die Stigmenanlagen der Imago. Ich kann Cerfontaines Deutung dieser Gebilde schon deshalb nicht beistimmen, weil sie sich nicht nur auf der Bauchseite, sondern auch auf der Rückenseite der Larve vorfinden. Vielmehr halte ich sie für imaginale Abdominalscheiben.

Nervensystem.

Das Centralnervensystem der *Microdon*-Larve (Taf. IV, Fig. 22 u. 23) hat, wie bei allen Syrphidenlarven, die weitgehendste Verschmelzung erfahren. Die Ganglien des Bauchmarks sind mit den Unterschlundganglien zu einem einzigen, rundlichen Zapfen verwachsen, an dem keine Spur von Segmentierung mehr zu sehen ist. Dieser Zapfen liegt unter dem Oesophagus und reicht bis zum Proventriculus. Er ist dorsoventral etwas abgeplattet und nimmt von vorn nach hinten an Breite ab. Über seinem breiten, vorderen Ende wölben sich als ungefähr kugelige Gebilde die Oberschlundganglien, zwischen sich und dem Bauchstrang eine enge Öffnung zum Durchtritt des Oesophagus freilassend (Textfig. 16).

Vom Bauchstrang gehen neun Nerven ab und zwar die letzten gerade aus zu den hinteren Segmenten, die weiteren immer schräger zu den mittleren und vorderen Segmenten. Zwei weitere Nerven verlaufen von der Unterseite des Bauchmarks nach vorn. Jeder der erwähnten Nerven ist begleitet von einer Trachee, die gemeinsam mit ihm aus dem Bauchstrang heraustritt. Anfangs hatte ich beide nebeneinanderlaufenden, feinen Stränge für Nerven gehalten, bis ich an Totalpräparaten bei stärkerer Vergrößerung unter dem Mikroskop die tracheale Natur des einen erkannte. Ein elftes Nervenpaar geht ventral von der vorderen Grenze des Bauchmarks aus und verläuft rechts und links neben dem Oesophagus, unterhalb des Schlundgerüstes, bis zu den dort liegenden Imaginalscheiben.

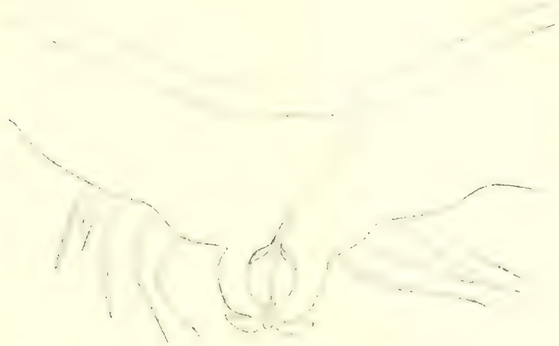


Textfig. 16.

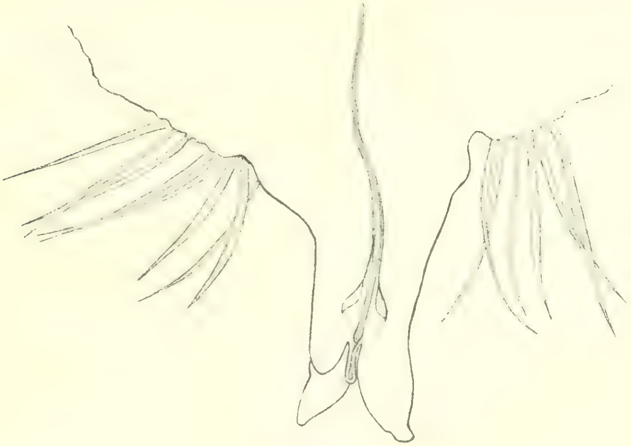
Querschnitt durch den vorderen Teil einer reifen Larve. *E*, Epithel; *Cu*, Cuticula; *F*, Fettkörper; *OS*, Oberschlundganglien; *Bm*, Bauchmark; *Dr*, Drüsen; *Oe*, Oesophagus; *M*, Muskeln.

Hautsinnesorgane.

In dem durch Fig. 35, Taf. V, wiedergegebenen Schnitt sind drei Sinnesorgane der Bauchseite im Zusammenhang mit dem hinzutretenden Nerven getroffen. Diese Sinnesorgane sind zuerst von Bertkau (1889) erwähnt, dann auch von Hecht (1899) und Cerfontaine (1907) beschrieben und abgebildet worden. Da meine Beobachtungen bezüglich des Baues dieser Organe etwas von den bisherigen abweichen, möchte ich sie kurz mitteilen. In kontinuierlichem Zusammenhang mit der Cuticula erhebt sich ein ungefähr kegelförmiges Gebilde, manchmal kurz und gedrungen (Textfig. 17), manchmal schlank gestreckt (Textfig. 18). Im Centrum dieses Chitinkegels liegt ein Hohlraum, der bei den gedrungenen Formen ungefähr kugelig, bei den schlankeren mehr kegelförmig ist und nach unten von einer kelchförmigen Chitinhülle mit gewelltem Rande umschlossen wird. Dieser Kelch bildet im Schnitt zwei auseinanderstrebende, gestielte Blättchen. Nach unten verengert er sich in eine feine Röhre. Nach außen ist der Chitinkegel von einer Rosette von meist vier, manchmal auch drei oder fünf starren Blättchen gekrönt, die bei den schlankeren Formen mehr oder weniger aufgerichtet sind, bei den andern flach liegen. HECHT vergleicht sie treffend mit den Blättchen einer Fliederblüte. Der Blütenröhre gleich, senkt sich zwischen den Blättchen ein Kanal in den Chitinkegel bis an den kugelförmigen Hohlraum ein, von dessen Grunde sich ein schlanker Kolben erhebt. Dicht unter der Hypodermis liegt eine Sinneszelle, aus der ein Nerv in das feine, untere Kanälchen eintritt, den Hohlraum durchsetzt und bis in das Ende des Kolbens verläuft.



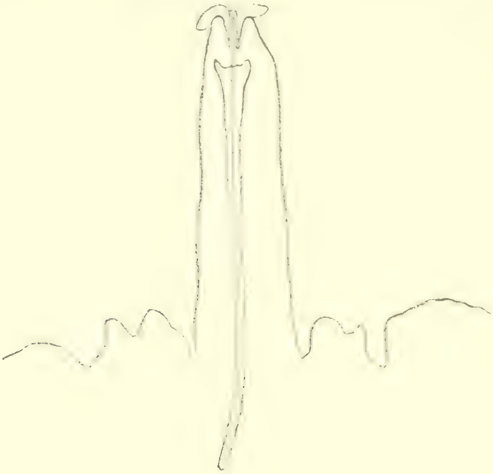
Textfig. 17.
Sinnesorgan auf der Bauchseite der Larve.



Textfig. 18.
Sinnesorgan auf der Bauchseite der Larve.

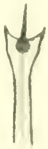
Von einem zweiten, ringförmigen Hohlraum, den CERFONTAINE unter der äußersten Schicht des Chitinkegels beobachtet hat, war auf meinen Schnitten nichts zu sehen. Die Sinnesorgane der Rückenseite (Textfig. 19) sind, wie auch CERFONTAINE bemerkt, nach demselben Typus gebaut. Ihre äußere Form ist mehr cylinderförmig, der Kelch im Innern schlanker gestreckt und dem oberen Kolben näher gerückt, so daß der Hohlraum fast verdrängt ist.

Der Bau der Randsinnesorgane ist bei der erwachsenen Larve schwer zu erkennen. Beim Schneiden brechen sie leicht ab, weshalb wohl auch CERFONTAINE nur ihre äußere Struktur beschreibt. Die äußere Hülle setzt sich aus vier oder fünf an ihrer Basis vereinigten und mit den distalen Enden aneinanderschließenden, lanzettförmigen Borsten zusammen, zwei kürzeren und zwei längeren, die über die andern Randborsten hinausragen. An Totalpräparaten der jüngsten Larve konnte ich auch das Innere dieser Sinnesorgane ziemlich deutlich erkennen (Textfig. 20). Es gleicht dem inneren Teil der Sinnesorgane der Rückenseite; auf dem Kelch erhebt sich anscheinend ein starres Haar. Die Verbindung des den Becher durchziehenden feinen Stranges mit einer Nervenzelle konnte ich wegen der Kleinheit des Objektes nicht beobachten. Aber aus der Ähnlichkeit mit den übrigen Sinnesorganen darf doch wohl auf die nervöse Natur dieses Stranges und des ganzen Gebildes geschlossen werden.



Textfig. 19.

Sinnesorgan auf der Rückenseite der Larve.



Textfig. 20.

Randsinnesorgan.

Soviel bei starker Vergrößerung zu erkennen ist, sind die Sinnesorgane der jüngsten Larve im allgemeinen mit denen der erwachsenen übereinstimmend gebaut. Der äußere Chitinkegel ist ebenfalls von vier starren Blättchen gekrönt, außerdem aber scheint er ganz mit schuppenförmigen Höckerchen besetzt zu sein, wodurch er in der Aufsicht den Eindruck eines krausen Köpfchens macht.

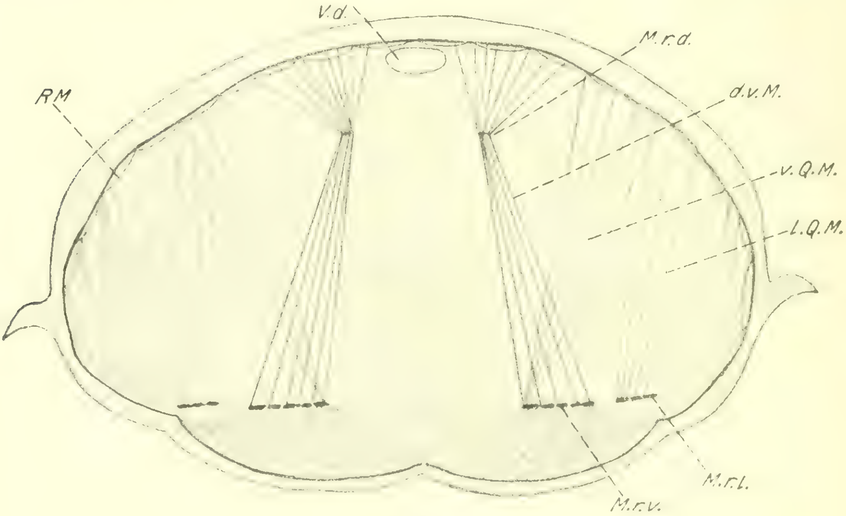
Was die Funktion dieser verschiedenen Sinnesorgane betrifft, so sind sie von allen, die sich damit beschäftigt haben, für Tastorgane gehalten worden, und diese Annahme hat wohl auch die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Ich halte jedoch bei der großen Lichtempfindlichkeit dieser Larven nicht für ausgeschlossen, daß ein Teil der Organe licht- oder temperaturempfindlich sein könnte. HENNEGUY (1904) bringt allerdings die Lichtempfindlichkeit vieler Larven mit der Anwesenheit imaginaler Augenanlagen tief im Innern des Larvenkörpers in Verbindung.

Rückengefäß.

Das Rückengefäß der *Microdon*-Larve verläuft, im zweit- oder drittletzten Segment beginnend, zunächst dicht unter der Rückenwand und senkt sich allmählich bis zu den Oberschlundganglien herab, wo es im WEISMANNschen Ring endet. Es bildet einen Schlauch mit zarter, strukturloser Innen- und Außenschicht und dazwischen gelegenen ringförmigen, quergestreiften Muskelfasern. Der hintere Abschnitt, das eigentliche Herz, hat im Querschnitt etwa die Größe einer Fettzelle und geht allmählich in den engen, vorderen Teil, die Aorta über. Vom WEISMANNschen Ring aufsteigend (Taf. IV, Fig. 22), ist die Aorta nackt, im weiteren Verlauf wird sie begleitet von zunächst kleinen, dann größer werdenden kugeligen Zellen mit körnigem Protoplasma und mittelgroßen, runden Kernen mit deutlicher Membran. Die letzten dieser Zellen sind etwa doppelt so groß wie die ersten. Sie hängen locker zusammen und bilden Stränge, die sich kranzförmig anordnen. WEISMANN hat sie bei *Musca vomitoria* zuerst gefunden und den »guirlandenförmigen Zellstrang« genannt. Hieran anschließend folgen auf der Grenze von Aorta und Herzschlauch innerhalb des Pericardialraumes große, ovale Zellen, die Pericardialzellen. Sie sind wohl sechsmal so groß wie die des guirlandenförmigen Zellstranges und haben wie diese körniges Protoplasma, aber zwei größere, dunkle Kerne von kreisförmigem Querschnitt. Der WEISMANNsche Ring (Taf. IV, Fig. 22) ist lateral zusammengedrückt und liegt den Oberschlundganglien dicht auf. Er besteht aus einer feinen, strukturlosen Hülle und einem Inhalt, der keine Zellgrenzen, wohl aber kreisrunde, große Kerne aufweist.

Körpermuskulatur.

Die Muskulatur der Körperwand ist regelmäßig segmental angeordnet (Textfig. 21). Zu den Hauptmuskelzügen gehören zunächst die ventralen Längsmuskeln M. recti ventrales. Sie verlaufen rechts und links von der Mittellinie des Körpers kontinuierlich von hinten nach vorn und bestehen aus fünf dicht nebeneinanderliegenden Muskelfasern, die auf der Grenze jedes Segments Knotenpunkte bilden. Seitlich von den ventralen Längsmuskeln, auf der Grenze von Kriechfläche und Randfeld, verlaufen in derselben Weise, aus drei nebeneinander liegenden Muskelfasern bestehend, die seitlichen Längsmuskeln, die M. recti laterales, auf der Rückenseite die entsprechenden M. recti dorsales. Von den Knotenpunkten der M. recti ventrales gehen kräftige Muskelfasern dorsalwärts, teils nach hinten und teils nach vorn, auf die Mittellinie des Rückens zu, vereinigen sich aber, ohne diese zu erreichen, in einem Knotenpunkt mit den entgegengesetzten des folgenden Segmentes und strahlen von hier nach der Rückenseite aus. Die Mitte der Rückenseite bleibt für das Rückengefäß frei. Unterhalb der M. recti ventrales spleißen sie sich, von den Knotenpunkten ausgehend, auf und verlaufen fächerförmig nach der Bauchseite. Außer diesen



Textfig. 21.

Körpermuskulatur der Larve (schematisch). *M.r.v*, M. recti ventrales; *M.r.d*, M. recti dorsales; *M.r.l*, M. recti laterales; *d.v.M*, dorsoventrale Muskeln; *v.Q.M*, ventrale Quermuskeln; *l.Q.M*, laterale Quermuskeln; *R.M*, Ringmuskulatur; *Vd*, Vas dorsale.

gehen von den ventralen und lateralen Längsmuskeln dorsale Quermuskeln aus, die auf der Rückenseite inserieren, ebenso seitlich von der Rückenseite einige schwächere nach dem Randfeld der Bauchseite. Hierzu kommt noch in jedem Segment die dorsale und laterale Ringmuskulatur und entsprechende ventrale Muskeln, die von der Grenze der Kriechfläche ihren Ursprung nehmen und auf dieser nach der Mitte zu inserieren, die innersten, längsten, nicht ganz in der Mittellinie, sondern ein wenig übereinandergreifend. Die im biologischen Teil geschilderte Fortbewegung ist bei dieser Anordnung der Muskulatur wohl auf folgende Weise zu erklären: Zunächst kontrahieren sich die ventralen Längsmuskeln des letzten Segmentes; dieses wird durch Kontraktion der dorsalen Quermuskeln von der Unterlage abgehoben. Während dieser Vorgang sich im folgenden Segment abspielt erschlaffen die Muskeln des letzten. Dieses streckt sich wieder auf der Unterlage und zwar nach vorn aus, und so fort, bis das vorderste Segment sich gestreckt hat und damit das Tierchen ein kleines Stück vorwärts gekommen ist. Daß das fortschreitende Abheben von der Unterlage nicht ruckweise von Segment zu Segment, sondern wellenförmig, kontinuierlich vor sich geht, wird durch die feine Aufspaltung und fächerförmige Ausstrahlung der dorsalen Quermuskeln unterhalb der M. recti ventrales bewirkt.

Muskelinsertion.

Im Anschluß an die Besprechung der Muskulatur mögen einige Beobachtungen über die Muskelinsertion bei der *Microdon*-Larve Erwähnung finden. Hecht und Cerfontaine sind zu dem übereinstimmenden Resultat gekommen, daß die direkte Insertion in überzeugender Weise vorliegt. Cerfontaine faßt dies Ergebnis mit folgenden Worten zusammen: «Hecht admet que chez la larve de *Microdon* l'insertion des fibres musculaires est cuticulaire et se fait avec continuité, c'est à dire que les fibres musculaires, qui en partant des noeux signalés plus haut gagnent la face ventrale, passent entre quelques cellules s'engagent en s'amincissant entre les cellules épidermiques, abordent la face profonde de la cuticule sans entrer en rapport avec les cellules épidermiques, et se continuent dans l'épaisseur de la cuticule, dans l'épaisseur de laquelle chaque faisceau, rétréci au point d'entrée, s'élargit à nouveau et forme une sorte de cône, strié longitudinalement. D'accord avec Hecht je puis confirmer l'existence de cette continuité entre les fibres musculaires et la cuticule.» Einen so deutlichen Beweis für die direkte Insertion scheint mir die Larve von *Microdon* nicht zu liefern, da ich an demselben Objekt ziemlich abweichende Beobachtungen gemacht habe. HECHT und CERFONTAINE erläutern ihre Ausführungen durch entsprechende Schnittbilder, die auch mit den meinigen nicht übereinstimmen. In bezug auf die Hypodermiszellen bemerkt HECHT: «Leurs contours sont bien délimités, sans dépressions ni empreintes pouvant faire penser qu'elles donnent insertion à des éléments musculaires. Leur cytoplasme, assez homogène, ne présente pas de stries, pas plus à la base de la cellule qu'à la périphérie accolée à la cuticule. Elles ne sont pas toujours exactement contiguës par leurs faces laterales; au contraire, elles laissent souvent entre elles de vrais vides au niveau des insertions musculaires.» Auf seinem Querschnittbild Taf. XI, Fig. 9, liegen die Hypodermiszellen scharf abgegrenzt und große Lücken zwischen sich lassend. Bis zum inneren Rande dieser Zellen reicht die Querstreifung der inserierenden Muskelfibrillen, die von da frei durch die Lücken zwischen den Hypodermiszellen bis an die Cuticula verlaufen und scheinbar in diese eindringen. Im Gegensatz zu HECHTS Darstellung habe ich auf Querschnitten immer einen fest zusammenhängenden Saum von Epithelzellen gefunden, deren seitliche Grenzen nicht zu unterscheiden sind. Die Querstreifung der inserierenden Muskelfaser hört ebenfalls am inneren Rande dieses Epithels auf, setzt aber mit ganzer Breite an eine Hypodermiszelle an, in der auf dünnen Schnitten von etwa 5 μ und bei starker Vergrößerung eine feine Fibrillierung in der Verlängerung der Muskelfibrillen sichtbar ist. Zwischen Muskel- und Hypodermisfibrillen setzt sich die innere Membran der angrenzenden Epithelzellen kontinuierlich fort. In der direkten Fortsetzung der Hypodermisfibrillen durchsetzt ein Bündel von Fibrillen, nach der Peripherie hin seitlich ausstrahlend, die ganze Dicke der Cuticula.

Diese Insertionsweise scheint mir eher mit der übereinzustimmen, die STAMM (1904) und JANET (1907) als typisch indirekte geschildert haben. Die Fibrillierung der Hypodermiszellen betreffend schreibt JANET: «Pour résister à l'effort exercé par la fibre musculaire lors de sa contraction et pour transmettre cet effort au squelette chitineux, les cellules dermiques d'insertion doivent acquérir une résistance considérable. Elles y arrivent en formant dans leur intérieur, et cela dans la direction de la fibre musculaire, des filaments que j'ai dénommés filaments de résistance. Ces filaments relient au travers du cytoplasme dermique, la fibre musculaire, ou plutôt la membrane basale à laquelle elle adhère solidement, avec le squelette chitineux.» Daß diese fibrilläre Partie zwischen Muskelquerstreifung und Cuticula nicht etwa eine zur Muskelfaser gehörige Sehne ist, beweist außer dem Vorhandensein der inneren Epithelmembran auch ihr Verhalten gegen Farbstoffe, da sie sich immer wie die Hypodermiszellen und nicht wie Muskelsubstanz färbt. Innerhalb der Hypodermisfibrillen habe ich keinen Kern gefunden; von **Stamm** und **Janet** aber sind derartige Insertionsstellen auch mit Kern beschrieben und abgebildet worden. Diese beiden Autoren erklären das häufige Fehlen des Kernes in Schnittbildern so, daß der Kern durch die Ausbildung der Fibrillen an die Seite gedrängt worden ist (**Janet** 1904, S. 55, Fig. 22). Die von den »Filaments dermiques de résistance« kontinuierlich in die Cuticula ausstrahlenden Fibrillen erklären sich leicht aus dem fibrillären Bau des Chitinskelettes, wie er von **Camillo Schneider** (S. 468, Fig. 417), **Heidenhain**, **Plotnikow** (1904) u. a. beobachtet wurde und der ebenfalls bei der Larve von *Microdon* deutlich zu erkennen ist. Auf dünnen Schnitten werden bei starker Vergrößerung auch da, wo keine Muskeln inserieren, feine Fibrillen sichtbar, die von dünnen, horizontalen Lagen von Kittsubstanz gekreuzt werden. Dadurch entsteht auf Querschnitten der Eindruck einer netzartigen Struktur der Cuticula. Zerzupft man solche dünnen Schnitte, so sieht man an den zerrissenen Stellen die einzelnen Fibrillen herausstehen. Es ist nun sehr wohl denkbar, daß an den Insertionsstellen der Muskeln diese Fibrillen durch den starken Zug, den sie zu erleiden haben, stärker ausgebildet werden. Man könnte sie deshalb »filaments chitineux de résistance« nennen.

Hecht sieht in dem besonders festen Aneinanderhaften von Hypodermis und Cuticula an den Insertionsstellen, da im übrigen diese beiden Schichten beim Schneiden häufig voneinandergerissen werden, einen Beweis für die Kontinuierlichkeit zwischen Muskel und Chitin. Ich glaube, durch die obige Erklärungsweise wird der feste Zusammenhang ebenso verständlich.

Cerfontaine schildert außer diesem einfacheren einen zweiten, noch öfter vorkommenden Insertionsmodus, der sich von dem ersten dadurch unterscheidet, daß die quergestreifte Partie der Muskelfaser durch eine Sehne von der Körperwand getrennt ist. Diese Art der Insertion ist immer da vorhanden, wo zwei Muskeln sich in einem Knotenpunkt vereinigen und gemeinsam inserieren. Sie ist wahrscheinlich auf die von **Janet** als »insertion mobile« bezeichnete zurückzuführen und ebenfalls eine indirekte. Es handelt sich dabei um eine Verlagerung der Insertionsstelle von der Hypodermis weg nach innen und zwar dadurch, daß eine Hypodermisfalte mit auskleidender Chitinlamelle dem Muskel entgegenstrebt. Aber mit dieser Struktur habe ich mich nicht eingehend genug beschäftigt, um Bestimmtes darüber sagen zu können. Die Larve von *Microdon* würde gewiß ein lohnendes Objekt sein, die Frage der Muskelinsertion klären zu helfen.

Fettkörper.

Der Fettkörper der *Microdon*-Larve (Textfig. 16) ist mächtig entwickelt und füllt fast allen Raum zwischen den Organen aus. Er besteht aus einzelnen, schneeweißen Strängen, die mit benachbarten lose zusammenhängen. Die Zellen sind sehr groß, fast kugelig und lassen sich leicht voneinander trennen. Ihr Protoplasma ist von Fetttröpfchen erfüllt, die großen Kerne sind unscharf begrenzt.

Hypodermis.

Die Hypodermis setzt sich aus ziemlich flachen, polygonalen Zellen mit rundlichen Kernen zusammen. Im Querschnitt sind, wie schon vorher erwähnt, keine seitlichen Zellgrenzen zu unterscheiden.

Cutikula.

An der Cuticula lassen sich drei Schichten deutlich unterscheiden, eine sehr dünne, äußere Schicht, die sich mit Eosin stark färbt, eine etwas dickere, mittlere, die sich ebenfalls stark färbt, und eine innere sich schwach färbende Schicht von beträchtlicher Dicke.

Exuvialdrüsen.

Im Chitin der Rückenseite der Larve befinden sich Drüsen, wie sie in einfacher Form zuerst Verson (1890) für die Raupen von *Bombyx mori*, später andere Beobachter bei Macrolepidopterenraupen als Exuvialdrüsen beschrieben haben. Dies entnehme ich aus Plotnikow (1904), der sie außerdem bei den Larven von *Tenebrio molitor* und einigen Chrysomeliden- und Coccinellidenlarven nachwies. Ob sie seitdem auch bei Dipterenlarven gefunden worden sind, ist mir nicht bekannt. Ihre genaue Zahl bei der *Microdon*-Larve kann ich nicht angeben. Sie scheinen aber in jedem Abdominalsegment zu zwei Paaren vorhanden zu sein je zwei rechts und links von der Mittellinie in geraden Querreihen. Anfangs hatte ich sie für Sinnesorgane gehalten, aber nie war ihre Verbindung mit einer Nervenzelle festzustellen, wohl aber mit einer charakteristisch differenzierten Hypodermiszelle.

Von außen, meist zwischen zwei Höckern der Chitinstruktur (Taf. IV, Fig. 24 u. 25) führt ein haarfeines Kanälchen durch die äußeren

Chitinlagen in einen Hohlraum, der von einer dünnen, tulpenförmigen Chitinhülle begrenzt wird. Oben schließt diese Hülle dicht um das Kanälchen herum, unten hat sie eine ziemlich weite, runde Öffnung. Das Kanälchen selbst erweitert sich an seinem distalen Ende ein wenig, und seine Wände gehen hier kontinuierlich in das Chitin der Oberfläche über; innerhalb des Hohlraumes bildet es eine trichterförmige Erweiterung, die im Schnitt ein nach oben spitzes Dreieck bildet. Aus einer umgestalteten Hypodermiszelle kommt diesem durch die Öffnung der Hülle ein anderes, gewundenes Kanälchen entgegen. Die tulpenförmige Hülle liegt inmitten einer etwas abgeplatteten Kugel, in der eine deutliche, konzentrische Schichtung bemerkbar ist. Auf Schnitten, die mit Delafields Hämatoxylin und Eosin gefärbt sind, besteht die Schichtung aus abwechselnd rosa und weißlichen Lagen. Diese Kugel ruht meist auf einer mächtig vergrößerten, eingedellten Hypodermiszelle, wie auf einem Polster; manchmal aber auch ist sie mehr oder weniger in der Cuticula in die Höhe gerückt und durch das gerade gestreckte Kanälchen von der secernierenden Zelle getrennt. Die Drüsenzelle hängt kontinuierlich mit den benachbarten Hypodermiszellen zusammen, unterscheidet sich aber von ihnen außer durch Form und Größe, besonders durch ihr helles, vacuolisiertes Protoplasma und den großen, locker gebauten Kern. Das Secret, das bei der Häutung die alte Cuticula von der neuen abheben soll, gelangt wahrscheinlich aus der secernierenden Zelle in das untere Kanälchen, durch dieses in den Hohlraum und von da in den Ausführungsgang, aus dem es sich zwischen die beiden Chitinschichten drängt. Die Bedeutung der Kugel und ihrer konzentrischen Schichtung kann ich mir nicht erklären.

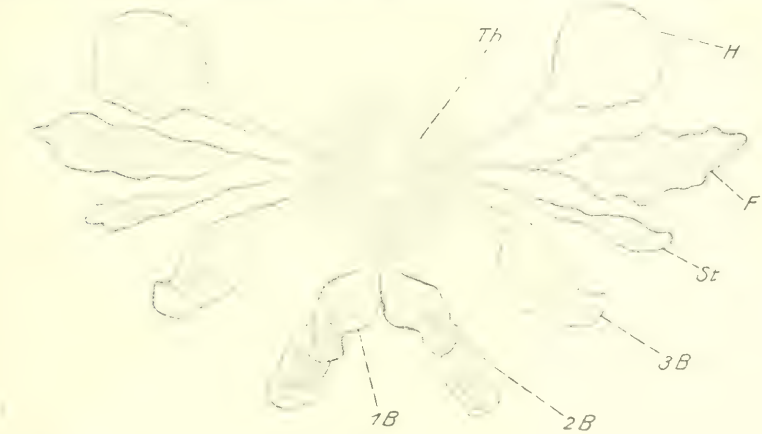
Die von mir beobachteten und in Fig. 24 und 25, Taf. IV, abgebildeten Drüsen der erwachsenen Larve müssen also schon bei der letzten Häutung in Tätigkeit gewesen und danach funktionslos geworden sein. Die Entwicklung dieser Drüsen habe ich nicht durch die verschiedenen Larvenstadien verfolgt und verweise deshalb auf die Arbeit von Plotnikow (1904), der die Entstehungsweise ähnlicher Gebilde bei *Tenebrio molitor*-Larven beobachtet und abgebildet hat.

Imaginalscheiben.

Die wunderbare Tatsache, daß der Körper des fertigen Insektes schon auf früher Entwicklungsstufe im Innern des Larvenkörpers angelegt wird, wurde durch Weismanns Studien über die postembryonale Entwicklung der Musciden (1864) zuerst bekannt. Schon vor ihm hatten einige Forscher diese weißen Gebilde im Larvenkörper beobachtet, aber nicht zu deuten gewußt. Seit Weismanns Entdeckung wurden sie sowohl bei anderen Insektenlarven als auch von Künckel d'Herculais, Kowalewsky, van Rees, Lowne, Wahl, Hewitt u. a. für mehrere cycloraphe Dipterenlarven nachgewiesen. Weismann nannte diese Anlagen Imaginalscheiben. Künckel d'Herculais, der für *Volucella* ihren Zusammenhang mit der Hypodermis erkannte, Histoblasten. Aber der Name Imaginalscheiben ist allgemein gebräuchlich geworden, obwohl diese mehr sack- oder blasenartigen Körper mit einer Scheibe wenig Ähnlichkeit haben. Die Auffassung Künckel d'Herculais' und van Rees', daß es sich hierbei um Einfaltungen der Hypodermis handelt, hat sich bei den späteren Untersuchungen als richtig erwiesen.

Bei der Larve von *Microdon* sind die Imaginalanlagen leicht aufzufinden und ihr Zusammenhang mit der Hypodermis deutlich zu erkennen, und zwar an Totalpräparaten sowohl als auf Schnittserien. In der Kopf- und Thoracalregion konnte ich durch Präparation neun Paare von Imaginalscheiben feststellen, die alle vom Epithel ihren Ursprung nehmen. Es sind dies die Anlagen der Augen, der Antennen, je ein Paar obere und untere Pro-, Meso- und Metathoracalscheiben und ein Paar zur Bildung der imaginalen Mundwerkzeuge. Um eine klare Übersicht über diese Imaginalscheiben und ihre Lage zu gewinnen, schneidet man eine Larve in 70%igem Alkohol vom Rücken her auf und entfernt unter dem Binocularmikroskop vorsichtig alle in der Vorderpartie nach oben gelegenen Organe. Man trifft zunächst auf die Anlagen der imaginalen Facettenaugen (Taf. IV, Fig. 22 u. 23), die wie ein Becher jeder Hälfte der Oberschlundganglien aufsitzen und mit denselben durch den Nervus opticus seitlich in Verbindung stehen (Taf. IV, Fig. 26). In der faltigen Verlängerung der Augenanlagen nach vorn und in direkter Verbindung mit ihr liegen die imaginalen Antennenanlagen (Taf. IV, Fig. 22 u. 23). Sie sind als helle und dunklere konzentrische Ringe zu erkennen, welche die späteren Antennenglieder repräsentieren. Einstweilen liegen sie noch, wie van Rees es ausdrückt, »wie die Ringe eines einschiebbaren Reisebechers« ineinandergeschachtelt. Augen und Antennenanlage jeder Seite sind von einer gemeinsamen Hülle umgeben und nehmen seitlich vom Schlundkopfepithel ihren Ursprung. Den Beobachtungen von Weismann, van Rees u. a. zufolge, verschmelzen in der Puppenperiode diese rechten und linken Imaginalanlagen dorsal miteinander und bilden die Kopfblase, aus der nicht nur Augen und Antennen, sondern fast die ganze

Kopfpartie des fertigen Insekts hervorgehen. Entfernt man nun das Nervensystem mit dem Schlundkopf und den darunter liegenden Drüsen, sowie das Fettgewebe, so sieht man die sechs Paare von thoracalen Imaginalscheiben dicht beieinanderliegen (Textfig. 22). Mit längeren oder kürzeren, dünnen Stielen gehen sie in die ventrale Hypodermis der vorderen, ineinandergeschachtelten Segmente über (Textfig. 23). Von der Mittellinie des ersten Segmentes her kommt der gemeinsame, kurze Stiel der unteren Prothoracalscheiben. Er erweitert sich zu einer sackförmigen, durchsichtigen Hülle, in der als kompaktere, weiße Masse die Anlage des ersten Beinpaares liegt. Die



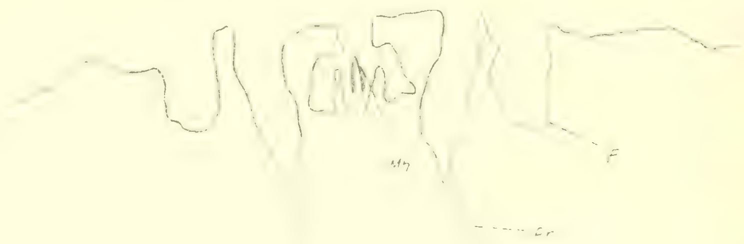
Textfig. 22.

Imaginalscheiben des Thorax 1.*B*, erstes, 2.*B*, zweites, 3.*B*, drittes Beinpaar; *St*, Anlage des Stigmenhörnchens der Puppe; *F*, Flügelanlage; *H*, Anlage der Halteren; *Th*, Thoraxsegmente von innen gesehen.

einzelnen Glieder jedes Beines, besonders die Tibia und die fünf Tarsalglieder, haben sich bereits deutlich abgegrenzt und lassen sich schon makroskopisch erkennen. Sie sind aber noch kurz und gedrungen und liegen wie Scheiben übereinander (Taf. IV, Fig. 27). Während alle übrigen Thoracalscheiben paarig sind, eine rechte und linke, mit eigenem Stiel und eigener Hülle, liegen die Anlagen des ersten Beinpaares dicht beieinander in gemeinsamer Hülle.

Die Stiele der unteren Mesothoracalscheiben nehmen vom zweiten Segment, weiter von der Mittellinie entfernt ihren Ursprung (Textfig. 23). Sie haben etwas schlankere Form und viel längere Stiele als die vorderen, sind ihnen aber im übrigen ähnlich. Die unteren Metathoracalscheiben gehen mit ihren ziemlich langen Stielen auf das dritte Segment zurück. Es ist das erste, mit dem Rückenschild in Verbindung stehende Segment. Diese Imaginalscheiben sind noch gestreckter als die zweiten. Nach den Untersuchungen von WEISMANN, VAN REES und anderen Autoren wird bei den unteren Thoracalscheiben während des Puppenstadiums die im Innern der Hülle gelegene Beinanlage durch das Lumen des Stieles ausgestülpt und kommt auf diese Weise an die Oberfläche. Die Hülle selbst verschmilzt mit der entsprechenden der oberen Scheiben und bildet die imaginale Hypodermis des Thorax.

Ganz seitlich vom ersten Segment (Textfig. 22) her kommen mit langen Stielen die oberen Prothoracalscheiben. Es sind rundliche, durchsichtige Blasen, größer als alle unteren Thoracalscheiben. Aus ihnen gehen nach WEISMANN bei *Musca* und KÜNCKEL D'HERCULAIS bei *Volucella* die Prothoracalstigmen der Puppe und der entsprechende Teil des imaginalen Prothorax hervor. Wenn die bei *Microdon* vorhandenen oberen Prothoracalscheiben denen von *Musca vomitoria* und *Volucella* homolog sind, was wohl anzunehmen ist, so entwickeln sich daraus die beiden Stigmenhörnchen der Puppe (Taf. IV, Fig. 31). Rechts und links im zweiten Segment entspringen die größten aller Imaginalanlagen, die Flügelscheiben. In ihnen sind die späteren Flügel nicht zu verkennen. Es sind flache, birnförmige, vielfach gefaltene Gebilde mit langen Stielen. Außer den Flügeln entsteht aus ihnen die obere Mesothoracalpartie. Am unscheinbarsten und am wenigsten ausgebildet ist das letzte Paar der Thoracalanlagen, die oberen Metathoracalscheiben: ihre Stiele stehen rechts und links von denen der unteren Scheiben mit dem Epithel des dritten Segmentes



Textfig. 23.

Teil eines Querschnittes durch die Thoraxregion der Larve, auf dem der Übergang des Stieles der oberen Prothoracalscheiben *Pr* in das Epithel des Prothorax getroffen ist, ebenso die Einfaltungsstelle der Flügelanlagen *F*; *Mh*, Mundhaken.

in Verbindung. Sie erweitern sich nur zu einer schmalen, länglichen Blase, aus der die Halteren und der obere Metathorax hervorgehen.

Die Imaginalanlagen der Mundwerkzeuge, wahrscheinlich nur der Unterlippe, liegen als kleine Bläschen fest auf der Unterseite des Schlundgerüstes und hängen durch kurze Stielchen mit dem Epithel des Halsteiles zusammen (Taf. IV, Fig. 23).

Der Stiel und die Hülle oder peripodale Membran (VAN REES) der Imaginalscheiben sind äußerst dünn und bestehen aus einer einfachen Epithelschicht mit flachen, kleinen Kernen und einer zarten Chitinauskleidung. Die Anlage der Extremität (Taf. IV, Fig. 27) liegt als Verdickung der peripodalen Membran immer von der Mittellinie des Körpers nach außen gerichtet und ragt als Einstülpung in das Lumen der Hülle, den peripodalen Raum, hinein, ohne ihn auszufüllen (Taf. IV, Fig. 27). Auf die Verdickungsstelle, »den Kern« der Imaginalanlage zu, mehren sich die kleinen Kerne der peripodalen Membran und bilden schließlich eine dicke Schicht länglich runder Kerne, die dicht gedrängt nach dem Centrum gerichtet liegen. Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden. Der Innenraum der Verdickung besteht aus einer feinkörnigen Masse, in der die dunkeln, kleinen Kerne unregelmäßig verstreut liegen.

Die Imaginalanlagen des Abdomens sind so klein, daß ich sie nur auf Schnitten feststellen konnte. In jedem Abdominalsegment sind drei Paar vorhanden, zwei dorsale und ein ventrales. Es sind kleine, bläschen- oder schlauchförmige Einfaltungen der Hypodermis, die einen schmalen Hohlraum umschließen und deren Wände aus dichten Schichten kleiner, embryonaler Zellen bestehen (Taf. IV, Fig. 28). Allmählich größer werdend gehen diese Zellen in die Hypodermis über. Die ventralen Säckchen liegen rechts und links von der Medianlinie, auf der Grenze von Kriechfläche und Randfeld. Es sind dies wohl die Gebilde, die CERFONTAINE für imaginale Stigmenanlagen gehalten hat (s. S. 341). Die dorsalen Paare liegen ebenfalls symmetrisch auf beiden Seiten der Mittellinie und zwar in der Längsrichtung des Körpers aufeinanderfolgend. Nach KÜNCKEL D'HERCULAIS, VAN REES, WAHL u. a. verschmelzen diese abdominalen Hypodermiseinfaltungen miteinander zur Bildung der imaginalen Hypodermis des Abdomens.

Im oberen Teil des Abdomens, in den Fettkörper eingebettet, liegt rechts und links, ziemlich weit von der Mittellinie die Anlage der Geschlechtsdrüsen (Taf. IV, Fig. 29). Diese haben etwa die Größe einer der benachbarten Fettzellen. Aus einem dichten rundlichen Komplex embryonaler Zellen differenzieren sich allmählich die einzelnen Ei- bzw. Hodenschläuche heraus; sie sind auf den untersuchten Stadien noch nicht sicher zu unterscheiden.

In der Abdominalregion befindet sich außerdem endlich die unpaare Anlage der Genitalanhänge. Sie liegt dicht vor dem After und besteht aus einem Säckchen, dessen obere Wand nach innen vier bläschenförmige Verdickungen aufweist.

Mit Freuden nehme ich zum Schlusse Gelegenheit, Herrn Geheimrat Ludwig meinen herzlichen Dank auszusprechen für die Anregung zu diesem Thema und für das wohlwollende Interesse, welches er meiner Arbeit entgegengebracht hat, besonders für die Bereitwilligkeit, mit der er mir die Mittel des Instituts jederzeit zur Verfügung stellte.

Herrn Prof. Strubell, Herrn Dr. Reichensperger und Herrn Dr. Schmidt bitte ich auch an dieser Stelle, meinen aufrichtigen, herzlichsten Dank entgegenzunehmen für die liebenswürdige Hilfe, die sie mir stets zuteil werden ließen.

Bonn, im Januar 1912.

Literaturverzeichnis.

1882. E. Becher, Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. In: Denkschr. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XLV. S. 123—162.

1910. R. Becker, Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. In: Zool. Jahrb. Bd. XXIX. (Anat.). Hft. 2. S. 282—304.

1877. Ph. Bertkau, Über die schneckenartige Larve von Microdon apiformis Deg. (mutabilis). Verh. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. Jhg. 34. (4. T. Jhg. 4). Sitzber. S. 237—238.

1878. — Über die Prothoracalhörner an der Tonnenpuppe von Microdon mutabilis. Ibid., Jhg. 35. (4. T. Jahrg. 5). Sitzber. S. 95—96.

1889. — Über die Larven von Microdon. In: Sitzber. Niederrh. Ges. Nat.-Heilk. Jahrg. 46. S. 58—59.

1891. G. C. Bignell, Microdon mutabilis L. In: Monthly Mag. (2). Vol. II (Vol. XXVII). Aug. p. 224—225.

1883. J. M. F. Bigot, Diptères nouveaux ou peu connus. In: Annales de la Soc. Ent. de France. p. 319—321.

1863. F. Brauer, Monographie der Oestriden.

1883. — Die Zweiflügler des Kaiserl. Museums zu Wien. III. In: Denkschr. der K. K. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. Wien. Bd. XLVII.

1885. — Systematisch-zoologische Studien. In: Sitzber. der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XCI. S. 373. Diptera.

1907. P. Cerfontaine, Observations sur la larve d'un Diptère du genre Microdon. Liège. Arch. de Biologie. Tome XXIII. p. 367—410.

1891. C. W. Dale, Microdon mutabilis Lin. In: Monthly Mag. (2). Vol. II (Vol. XXVII). Sept. p. 250.

1862. Egger, Dipterologische Beiträge. In: Verhandl. der K. K. Zool. bot. Ges. Wien. Bd. XII. S. 783.

1845. Elditt, Beiträge zur Verwandl.-Gesch. von Microdon mutabilis L. In: Stettiner Entom. Ztg. S. 384—390.

1862. — Über die früheren Zustände von Microdon mutabilis. In: Schrift d. K. phys. ökon. Ges. Königsberg. Jahrg. 2. Sitzber. S. 9—11.

1899. E. Hecht, Notes biologiques et histologiques sur la larve d'un Diptère (Microdon mutabilis L.). Arch. Zool. Expérim. (3). T. VII. Nr. 3. S. 363—383. Quart. Journ. R. Micr. Soc. London 1900. Vol. I. p. 42.

1823. v. Heyden, Isis. Bd. XII, XIII. S. 1247.

1825. — Ibid. Bd. XVI, XVII. S. 587.

1904. F. Henneguy, Les Insectes. Paris.

1908. C. Gordon Hewitt, The Structure, Development and Bionomics of the House-fly, Musca domestica L. In: Quart. Journ. micr. Sc. Vol. LII. S. 495—545.

1902. N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. In: Anat. Anz. Bd. XX.

1904. — Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven. In: Zool. Anz. Bd. XXVII. S. 343 bis 355.

1907. Ch. Janet, Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la reine de la Fourmi (Lasius niger). T. XXVI Limoges.

Korschelt und Heider, Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Allgemeiner Teil.

1885. A. Kowalewsky, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. In: Zool. Anz. Bd. VIII. S. 98—103, 123—128, 153—157,

1887. — Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. I. Teil. In: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLV. S. 542—588.

1875—81. Künckel d'Herculais, Récherches sur l'organisation et le developpement des Volucelles, Insectes diptères de la famille des Syrphides. Paris. part. I.

1882. A. Laboulbène, Sur des larves d'un Microdon, insecte diptère. In: Ann. Soc. Entom. France (6). T. II. 2. Trim. Bull. mai et juin. S. 96 et 106.

1876. Latzel, Beiträge zur Fauna Kärntens. In: Jahrb. d. naturhist. Landesmus. v. Kärnten. Klagenfurt. S. 105—107.

1761. Linné, Fauna suecica. p. 446.

1856. H. Loew, Über die Fliegengattungen Microdon und Chrysotoxum. In: Verh. der K. K. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. VI. S. 599—602.

1890—92. B. T. Lowne, The Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-fly. Vol. I. London.

1869. E. Marno, Die Typen der Dipteren-Larven. In: Verhandl. des zool.-bot. Vereins. Wien. Bd. XIX. S. 319—326.

1822. J. W. Meigen, Beschreibung des europ. Dipteren. S. 162—165.

1902. J. C. H. De Meijere, Über die Prothoracalstigmen der Dipterenpuppen. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XV. S. 623—692 u. 32—35.

1880. Menzbier, Über Kopfskelett und Mundwerkzeuge der Zweiflügler. In: Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. p. 8—70.

1900. Jos. Mik, Über die Dipterengattung Microdon. In: Entom. Ztg. Wien. Jahrg. 18. 5/6. Hft. S. 138—143.

1904. W. Plotnikow, Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. In: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXXVI. S. 333—366.

1882. G. A. Poujade, Métamorphose du Microdon mutabilis L. In: Annales de la Soc. Entom. France (6). T. II. 2. trim. Bull.

1883. — Métamorphose d'un Diptère de la famille des Syrphides. Genre Microdon Meig. = Aphritis Latr. In: Ann. Soc. Entomol. France (6). T. XXXI. Trim. p. 23—30 et p. XCIX.

1889. J. van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. In: Zool. Jahrb. Bd. III (Anat.). S. 1—135.

1857. Schiner, Diptera Austriaca. In: Verhandl. der K. K. Zoll. Bot. Ges. Wien. Bd. VII. S. 291—293.

1862. — Fauna Austriaca, die Fliegen, Diptera. Wien, 1860—64.

1839. Schlotthauber, Versammlung der Naturforscher in Pyrmont. Vorl. Bericht. In: Isis, 1840.

K. C. Schneider, Vergleichende Histologie.

1824. Spix, Über eine neue Landschneckengattung (Scutelligera Ammerlandia) In: Abhandl. der K. Bayr. Akad. d. Wissensch. München. Bd. IX und in: Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. München, 1823 und 1824. Bd. IX, math.-phys. Kl. S. 121—124. — Féruss. Bull. Sc. nat. T. VII. 1826. S. 136—139.

1904. R. H. Stamm, Om Musclernes Befaestelse til det ydre Skelet hos Leddyrene. Kgl. Danske Vid. Selsk. Skr. 7 R. Naturv. -Math. Afd. I.

1909. — Über die Muskelinsertion an das Chitin bei den Arthropoden. In: Anat. Anz. Bd. XXXIV. Nr. 15.

1910. — Die Muskelinsertionen an das Chitin bei den Arthropoden. Ibid. Bd. XXXVII. Nr. 2 u. 3.

1892. C. Verhoeff, Einige biologische Fragmente. Entomologische Nachrichten S. 13—14.

1901. G. H. Verall, British Flies. Vol. VIII. Syrphidae, London.

1901. B. Wahl, Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis Late. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV. S. 171—190.

1898. B. Wandolleck, Die Fühler der cycloraphen Dipterenlarven. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 283—294.

1891. E. Wasmann, Verzeichnis der Ameisen und Ameisengäste. In: Holl. Limburg. Haag. Sep. aus Tijdschr. Ent. XXXIV. p. 39—64.

1894. — Kritisches Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden mit Angabe der Lebensweise und Beschreibung neuer Arten. S. 173.

1898. E. Wasmann, I. Nachtrag zu den Ameisengästen von holl. Limb. Tijdschr. f. Entom. I. Hft.

1909. — Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. III. Teil. (168. Beitr. z. Kenntnis d. Myrmecophilen.) Luxemburg.

1863. A. Weismann, Die Entwickelung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec., Musca vomitoria und Pulex canis. In: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIII. S. 107—220.

1864. — Die nachembryonale Entwickelung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Ibid. Bd. XIV. S. 187 bis 336.

1866. — Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ibid. Bd. XVI. S. 45 bis 127.

1848. Wissmann, Entomol. Notizen. IX. In: Stettin. Entom. Ztg. S. 79.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1. Ei von *Microdon Eggeri* Mik. Vergr. 39fach.

Fig. 2. Außenseite der Eischale von *Microdon Eggeri* Mik. Vergr. 16fach.

Fig. 3. Innenseite der Eischale von *Microdon Eggeri* Mik. Vergr. 16fach.

Fig. 4. Larve von *Microdon Eggeri* Mik., eben ausgeschlüpfte, von oben gesehen. Vergr. 70fach.

Fig. 5. Larve von *Microdon Eggeri* Mik, nach der ersten Häutung. Von oben gesehen. Vergr. 17fach.

Fig. 6. Larve von *Microdon Eggeri* Mik, nach der zweiten Häutung, von oben gesehen. Vergr. 17fach.

Fig. 7. Larve von *Microdon rhenanus* n. sp., von oben gesehen. Vergr. 12fach.

Fig. 8. Larve (*a*) und Puppe (*b*) von *Microdon Eggeri* Mik, natürliche Größe, von oben gesehen.

Fig. 9. Larve (*a*) und Puppe (*b*) von *Microdon Eggeri* var. *major*, natürl. Größe, von oben gesehen.

Fig. 10. Larve (*a*) und Puppe von oben (*b*) und seitlich (*c*) von *Microdon mutabilis*, natürl. Größe.

Fig. 11. Larve (*a*) und Puppe von oben (*b*) und seitlich (*c*) von *Microdon rhenanus* n. sp., natürl. Größe.

Fig. 12. Tracheenhöcker der Larve von *Microdon Eggeri* Mik. Vergr. 24fach.

Fig. 13. Tracheenhöcker der Larve von *Microdon Eggeri* var. *major*. Vergr. 24fach.

Fig. 14. Tracheenhöcker der Larve von *Microdon mutabilis* L. Vergr. 18fach.

Fig. 15. Stigmenhörnchen der Puppe von *Microdon Eggeri* Mik. Vergr. 21fach.

Fig. 16. Stigmenhörnchen der Puppe von *Microdon Eggeri* var. *major*. Vergr. 21fach.

Fig. 17. Stigmenhörnchen der Puppe von *Microdon mutabilis* L. Vergr. 16fach.

Fig. 18. Stigmenhörnchen der Puppe von *Microdon rhenanus* n. sp. Vergr. 16fach.

Tafel IV.

Fig. 19. Vordere Partie der ausgewachsenen Larve mit Antennen *At*, Mundöffnung *M* und Sinnesorganen *S*. Vergr. 25fach.

Fig. 20. Eben ausgeschlüpfte Larve lebend unter Deckglas mit Tracheenverästelung und Sinnesorganen des Rückenschildes. Winckel Oc. 2, Obj. 3a.

Fig. 21. Querschnitt durch den Proventriculus. *Oe.E*, Oesophagusepithel; *m.Z*, mittlere Zellschicht; *i.z*, imaginale Zellschicht; *M.e*, Mitteldarmepithel. Winckel, Oc. 2, Obj. 3a, Tubusl. 140 mm.

Fig. 22. Centralnervensystem von oben. *OG*, Oberschlundganglien; *Bm*, Bauchmark; *Au*, Imaginal-Augenscheiben; *At*, Imaginal-Antennenscheiben; *Oe*, Oesophagus; *Schk*, Schlundkopf; *Wr*, Weismannscher Ring; *Vd*, Rückengefäß; *Pr*, Proventriculus; *Bl*, Blindsäcke; *D*, Darm; *Tr*, Tracheen. Vergr. 29fach.

Fig. 23. Centralnervensystem von unten. *N*, Nerven; *Tr*, Tracheen; *J.L*, Imaginalanlagen des Labiums; alles übrige wie Fig. 22. Vergr. 29fach.

Fig. 24. Exuvialdrüse. *E*, Epithel; *Cu*, Cuticula; *Dz*, Drüsenzelle; *N*, Kern derselben; *H*, Hohlraum; *Ch*, Chitinhülle; *Ka*, Kanälchen; *P*, pilzförmiges Chitingebilde; *Hö*, Chitinhöcker; *Zh*, zweispaltiges Haar, oben abgebrochen. Winckel, Oc. 4, Obj. 3a.

Fig. 25. Dieselbe Drüse bei stärkerer Vergrößerung; gleiche Bezeichnung. Winckel, Oc. 4, Obj. 7a, Tubusl. 170 mm.

Fig. 26. Schnitt durch die Imaginal-Augenanlage. *OG*, Oberschlundganglion; *no*, Nervus opticus; *Au*, Augenscheibe; *Oe*, Oesophagus; *Tr*. Tracheen. Winckel, Oc. 4, Obj. 7a, Tubusl. 170 mm.

Fig. 27. Schnitt durch untere Prothoracalscheibe. *Ex*, Extremität; *pM*, peripodale Membran; *pR*, peripodaler Raum; *De*, Drüsenausführgang. Zeiss, Oc. 1, Obj. A.

Fig. 28. Schnitt durch abdominale Imaginalanlage. *E*, Epithel; *Cu*, Cuticula. Winckel, Oc. 2, Zeiss, Obj. A.

Fig. 29. Imaginale Genitalanlage. *Es*, Eischläuche. Oc. 2, Obj. A.

Fig. 30. Puppe von *Microdon Eggeri* von der Bauchseite. Vergr. $5^1/_2$.

Fig. 31. Dieselbe von der Dorsalseite. Vergr. $5^1/_2$.

Tafel V.

Fig. 32. Schlundgerüst der ausgewachsenen Larve, auseinandergebreitet, mit Labium (?) *L*, und Maxillen (?) *M*. Mundhaken nicht eingezeichnet. *Dp*, Dorsalplatte; *Vp*, Ventralplatte; *St*, Mundhakenstütze. Winckel, Oc. 4. Zeiss, Obj. a1.

Fig. 33. Verdickte Teile des Schlundgerüstes der jungen Larve mit Stütze der Mundhaken *St*; Mundhaken *Mh*; Labium *L*; Chitinspange *Sp*. Winckel, Oc. 4, Obj. 3a.

Fig. 34. Darmsystem der Larve von *Microdon Eggeri* Mik; Darm- und Drüsen nach Rekonstruktion, das übrige nach Totalpräparaten gezeichnet. *D*, Darm; *Oe*, Oesophagus; *g.s.*1, *g.s.*2, *g.s.*3, *g.s.*4, erstes, zweites, drittes, viertes Drüsenpaar; *Ad*, Analdrüsen; *Ma*, MALPIGHIsche Gefäße; *Pr*, Proventriculus; *Bl*, Blindsäcke; *Bm*, Bauchmark; *OG*, Oberschlundganglien; *Schg*, Schlundgerüst; *Mh*, Mundhaken; *L*, Labium; *De*, gemeinsamer Drüsenausführgang. Vergr. 16fach.

Fig. 35. Sinnesorgane der Bauchseite mit zutretenden Nerven. *S*, Sinnesorgan; *Gz*, Ganglienzelle; *N*, Nerv; *E*, Epithel; *Cu*, Cuticula. WINCKEL, Oc. 2, Obj. 3a.

Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt.

Von

Richard Raßbach.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Marburg.)

Mit 64 Figuren im Text.

Die heute allgemein anerkannte Ansicht, daß die Molluskenschale ein Secretionsprodukt des Mantels ist, geht hauptsächlich auf Réaumur (1709) zurück, der sie auf experimentellem Wege zu erweisen suchte. — Da Méry (1710) sich das Fortrücken der mit der Schale fest verbundenen Schließmuskeln nicht erklären konnte, schrieb er ihr ein selbständiges inneres Wachstum durch Intussuszeption zu. — In einer weiteren Arbeit machte Réaumur (1716) darauf aufmerksam, daß die Muskeln nicht in, sondern an der Schale fortrückten. — Ungefähr 50 Jahre später fand Méry einen Anhänger seiner Theorie in Hérissant (1766); nach seiner Auffassung ähnelt die Schale in ihrem Aufbau dem des Knochens, in dem der organische Teil die Hauptrolle spielt und die Kalksubstanz darin abgelagert ist. — Bournon (1808) betrachtet die Molluskenschale einzig und allein als Produkt der Kristallisation von kohlensaurem Kalk, »welchem vorzüglich als färbende Materie eine geringe Menge von Gelatine beigegeben ist und der nur in bezug auf die Gesamtform durch die Gestalt des tierischen Körpers, seine Krümmungen und Häute bei seiner Ablagerung beschränkt und bedingt wird« (S. 211). Obwohl also Bournon die Anwesenheit einer organischen Grundmasse nicht unbekannt war, ist nach ihm der Kalk einmal abgelagert, unabhängig von der Muschel nur den Kristallisationsprozessen unterworfen. Bowerbank (1844) und Carpenter (1844) schreiben der Schale einen cellulären Ursprung zu. Ersterer faßt sie als knochenähnliche Struktur auf, während der zweite sie eher mit den Cuticulargebilden der Wirbeltiere als mit den

Knochen derselben vergleichen will. — Über die chemische Zusammensetzung der anorganischen Teile der Schale finden wir eine Zusammenstellung und Erweiterung der bis dahin bekannten Tatsachen in der ausführlichen Arbeit von G. Rose (1858). Er kommt zu dem Resultat, daß bei *Unio* und *Anodonta* die äußere Faserlage (Prismenschicht) aus Kalkspat und die innere Perlmutterschicht aus Aragonit besteht. — In der Arbeit von Nathusius von Königsborn (1877) finden wir den Gedanken Mérys wieder. Zum größten Teil kommt Nathusius von Königsborn deshalb zu falschen Schlüssen, weil er die Schalen ohne Berücksichtigung des Zusammenhanges mit den Weichteilen der Muscheln vorgenommen hat. So konnte er dazu kommen, daß er es als einen Unsinn bezeichnet, »eine Cuticularbildung anzunehmen, an Stellen, wo der Weichkörper nicht mit der Schale zusammenhängt.« — Der letzte Anhänger der Intussuszeptionstheorie ist Felix Müller (1885). An den Muskelansätzen jedoch gibt er ein Appositionswachstum zu, aber nicht ein solches im Sinne früherer Autoren durch Secretion, sondern durch organische Membranen, welche am Rande des Muskelansatzes hervorwachsen. — T. Tullberg (1882) kommt nach seinen Untersuchungen an verschiedenen Muscheln zu dem Resultat, daß die Bildung der Schale auf zwei verschiedene Weisen vor sich geht; nämlich an den Stellen, wo die Muskeln befestigt sind, sowohl an der Kalkschale wie am Periostracum, entsteht durch allmähliche Umbildung der Zellen Schalensubstanz, es ist also eine wirkliche Cuticularbildung; zweitens der übrige Teil der Schale, folglich ihre Hauptmasse, ist ein Absonderungsprodukt der darunter liegenden Zellen. — Die Widerlegung der Ansicht, daß gewisse Schalenteile durch chemische Metamorphose der oberflächlichen Zonen der Zellkörper entständen, machte sich Ehrenbaum (1884) zur Aufgabe. Nach Untersuchung mehrerer mariner Muscheln gelangt er zu der Meinung, daß alle Teile der Schale »von gewissen Zellen durch den Prozeß der Secretion oder Ausschwitzung« erzeugt werden. — Moynier de Villepoix (1893) gibt ausführliche Beschreibungen von Schalenstrukturen verschiedener Mollusken, und ferner außer größeren Abschnitten über Schalenbildung auch solche über Schalenregeneration an *Anodonta* und *Helix*. Seine Untersuchungen lieferten einen sehr wichtigen Beitrag zur Lehre von der Bildung der Schale, die als Secretionsprodukt der anliegenden Gewebe entsteht. Drüsenzellen, welche er im Bindegewebe des Mantels von *Mytilus* fand, stehen in keinerlei Beziehung zur Schalenbildung. Das Mantelepithel ist aus specifischen Kalk- und Conchyolinzellen zusammengesetzt, die sich durch verschiedenes Aussehen und ihre verschiedene Reaktionsfähigkeit auf Farbstoffe voneinander unterscheiden. Bei *Anodonta* finden sich am Mantelrand drei Regionen, von denen jede nur eine bestimmte Schalenschicht zu bilden imstande ist. — THIELE (1892) betont außer den vergleichend morphologischen Untersuchungen, die er an den Schalenteilen verschiedener Mollusken anstellte, daß vorzüglich auch subepitheliale Drüsen an dem Aufbau der Schale beteiligt sind. — In der Zusammenstellung über das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen von W. STEMPELL (1900) stellt er ähnlich wie VILLEPOIX bei *Anodonta* specifische Kalkzellen bei *Malletia chilensis* fest. »Ob allerdings bei sämtlichen Mollusken specifische Conchyolin- und Kalkzellen vorhanden sind, muß angesichts der bisherigen Erfahrungen mit Recht bezweifelt werden« (vgl. S. 668). — BIEDERMANN (1901) widmet außer den Beschreibungen vom Bau der Muschel- und Schneckenschalen längere Ausführungen den optischen Eigenschaften der Perlmutter- und Prismenschicht, ebenso den physikalisch-chemischen Prozessen bei der Schalensecretion. Sie geschieht durch Epithelzellen des Mantels und vielleicht auch zum Teil von Drüsenzellen. Jeder im Bau und ihrer sonstigen Beschaffenheit verschiedenen Schalenschicht entspricht auch eine besondere Zellenlage des Mantels. Aus den Resultaten seiner Versuche über Schalenregeneration schließt er auf eine gewisse Verschiedenheit des von den Mantelepithelien gelieferten Secretes, durch welches die ungleichen Formen und Strukturen der einzelnen kalkigen Schalenschichten bedingt werden. Die besonders an den Muskelansätzen vorkommende helle Schicht ist bei der Beschreibung der Schale von *Anodonta* nicht erwähnt worden. — LIST (1902) gibt eine ausführliche Darstellung der Schalenverhältnisse bei den Mytiliden. Nach seiner Ansicht entsteht das Conchyolin durch Umwandlung des Protoplasmas der Epithelzellen. »Es bildet sich in den Zellen zu einer faserigen Substanz aus, welche durch die Zellwand hindurch nach außen tritt.« Auf ähnliche Weise dürfte nach LIST die Bildung der organischen Bestandteile der Perlmutterschichten erfolgen. Die Periostracumsubstanz geht in der Mantelrandfalte, »aus der chemischen Umwandlung von Epithelzellen- und Muskelsubstanz hervor« (vgl. S. 58). Die letztere wird von Muskeln geliefert, welche zwischen den Epithelzellen hindurch an das Periostracum herantreten. Das reiche Vorkommen von granulierten Drüsenzellen in dem äußeren Mantelepithel macht es wahrscheinlich, daß sie zur Kalkbildung in irgendwelcher Beziehung stehen. — O. RÖMER (1903) wendet sich hauptsächlich den allerfeinsten Alveolarstrukturen der Schalenbestandteile von *Margaritana* und *Anodonta* zu. Die gröberen Verhältnisse der Schalen kommen nur beiläufig in Frage. Hervorzuheben ist seine Auffassung über den Bau der Prismen, worauf noch ausführlich einzugehen sein wird. Die helle Schicht findet auch bei Römer keine Erwähnung.

Zur Systematik von Anodonta.

Ehe mit der Untersuchung der Schale begonnen werden soll, wollen wir mit ein paar Worten die Systematik unsrer Anodonten berühren, da sich dieselbe im wesentlichen nur auf die Umrißformen der Schale stützt. Interessant sind folgende Daten, die aus der Arbeit von F. Haas hervorgehen.

Während Linné nur zwei Arten, *Mytilus cygneus* und *Mytilus anatinus*, aufstellte, vereinigte Draparnaud diese in eine einzige Grundform, die er *Anodontides variabilis* nannte. Die Zahl der Anodontenarten vermehrte sich hernach beträchtlich, bis Clessin die Einteilung Draparnauds wieder aufnahm und alle Arten auf eine Grundform zurückführte, die er *Anodontides mutabilis* nannte und die später von Buchner als *Anodontides cygneus* bezeichnet wurde. Haas ist nun der Ansicht, daß man in Deutschland zwei Vertreter des Genus *Anodontides* hat. »Im allgemeinen wird man zwei Haupttypen in der Gestalt unterscheiden können, die den Arten *Anodontides piscinalis* Nilss. und *Anodontides cellensis* Schröt. entsprechen. Die erstere umfaßt alle Formen, deren Höhe im Verhältnis zur Länge verhältnismäßig groß ist, und bei denen der tiefste Punkt des gekrümmten Unterrandes bedeutend hinter dem Lote vom Wirbel auf die Längsachse der Muschel liegt; zur letzteren gehören die niedrigeren, gestreckteren Formen, bei denen der tiefste Punkt des verhältnismäßig schwach gekrümmten Unterrandes nahe dem Lot vom Wirbel auf die Längsachse liegt. Diese Unterschiede zeigen sich schon in dem frühesten Alter deutlich« (S. 173). Auch in den Glochidien der beiden in Frage stehenden Arten glaubt Haas Unterschiede nachweisen zu können.

Wie Kobelt festgestellt hat, ändern die Muscheln ihr Aussehen, je nach den von ihnen bewohnten Flüssen. So versteht Haas unter »Lokalform« einer Species »diejenige Form, die sich aus der Species eines geographisch begrenzten Gebietes entwickelt hat und die für dieses geographische Gebiet charakteristisch ist.« Aus den Arten können Abarten entstehen, die Haas aber nicht Varietäten, sondern »Standortsformen« nennt, und die er folgendermaßen definiert: »Unter Standortsformen einer Species verstehe ich diejenige Form, die in vollkommen übereinstimmender Gestalt die Species in deren ganzen Verbreitungsbezirk begleitet und durch die besonderen Bedingungen des umgebenden Mediums, wie Kohlensäuregehalt des Wassers, Untergrund, Strömung usf. aus ihr entsteht« (vgl. S. 151 u. 152). Es kann auch noch aus einer Lokalform eine Standortsform sich bilden, woraus sich die Zahl der abweichenden Formen und Beschaffenheit der Schalen einzelner Species leicht ergibt.

Meine Schalenuntersuchungen wurden speziell an *Anodonta cellensis* vorgenommen, die leicht aus einem Teich bei Marburg zugänglich war. Sie besitzt eine längliche, gestreckte Form, wie sie Fig. 1 wiedergibt. Der obere und der untere Rand laufen annähernd parallel. An dem rechten Ende spitzt sich die Schale allmählich etwas zu, während die linke Seite halbkreisförmig abgerundet ist. Besonders bemerkenswerte Abweichungen von diesem Normaltypus wurden nicht beobachtet. Gerade diese Species von *Anodonta* liefert uns die größten und schönsten Exemplare, die wir von unsern Najaden kennen. Oftmals erreichen sie eine Größe bis zu 20 cm und darüber. Für die Schalenuntersuchung an und für sich ist die Artzugehörigkeit von nebensächlicher Bedeutung, da die Struktur der Schale bei den verschiedenen Arten im ganzen übereinstimmen dürfte.

Methoden zur Schalenuntersuchung.

Aus der Schale wurden mit einer Laubsäge kleine Stückchen herausgeschnitten, die mit erhitztem Kanadabalsam auf einem Objektträger befestigt wurden. Diese kleinen Schalenteilchen wurden dann auf beiden Seiten so glatt wie möglich geschliffen, bis sie eine hinreichende Dünne zur Beobachtung erreicht hatten. Um einzelne feinere Strukturen noch besser sehen zu können, wurden kleine Schalenstückchen längere Zeit in erwärmte Kalilauge gelegt, bis sie in ihre einzelnen Bestandteile, isolierte Prismen und Perlmutterblättchen zerfielen. Die organischen Bestandteile lösten sich durch diese Behandlung vielfach von der Kalkmasse der Schale ab. Ferner wurden Schnitte durch verschiedene Schalenteile gemacht, die zuvor mit salzsaurem Alkohol entkalkt waren. Die Schnitte ließen sich am besten in einer Einbettungsmasse von Kollodium-Nelkenöl herstellen. Um den Zusammenhang des Weichkörpers mit der Schale vollständig zu übersehen, wurden sagittale Quer- und Längsschnitte durch jüngere 10—12 mm große Exemplare angefertigt. Außerdem wurden einzelne Teile älterer Tiere geschnitten, z. B. Mantelrand mit ansetzendem Periostracum, ferner die Teile der Schale, an denen die Muskeln befestigt sind. Als

Konservierungsflüssigkeiten dienten Sublimat und Zenkersche Lösung. Die Präparate wurden mit Hämatoxylin-Eosin, Heidenhain und Alauncarmin gefärbt.

Die äußere Morphologie der Schale.

Orientieren wir die Schale so, daß der spitzere Teil nach rechts liegt, so unterscheiden wir oben den Wirbel (Fig. 1 *w*) auch Apex oder Umbo genannt, der den ältesten Teil der Schale bildet. Nach links

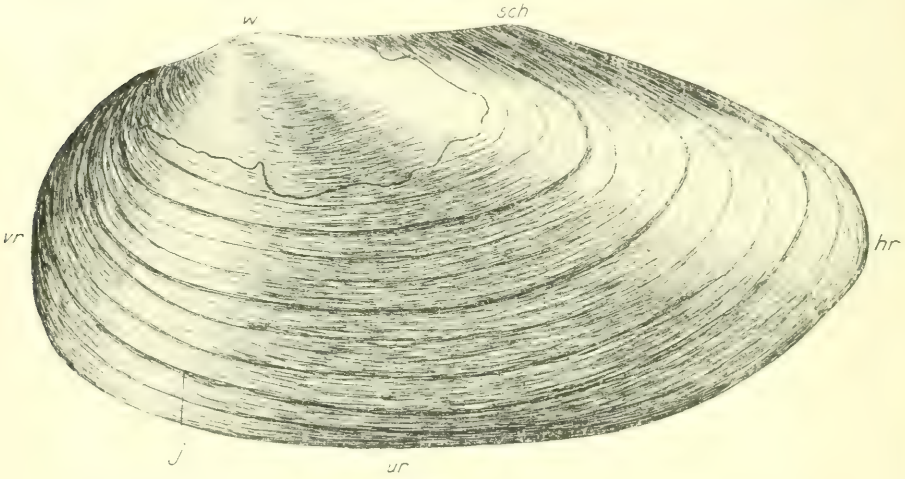


Fig. 1.

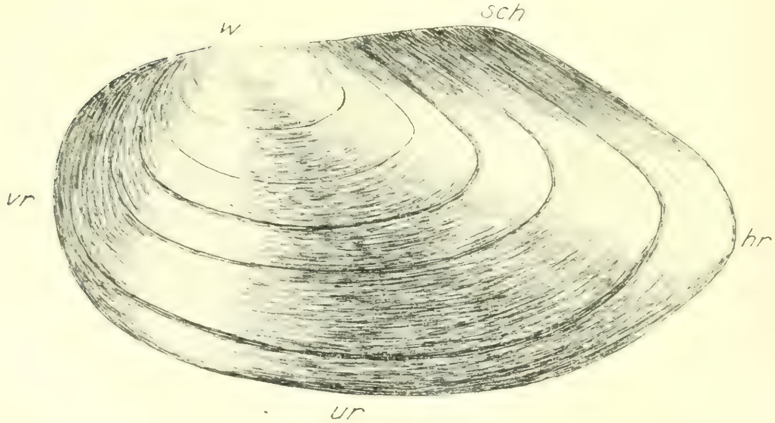


Fig. 2.

Außenansicht der Schale einer älteren und einer jüngeren Muschel mit Jahresringen (*j*). Fig. 1 $^4/_5$ nat. Größe. Fig. 2 nat. Größe.

liegt der Vorderrand (*vr*), der den abgerundeten Teil der Muschel einnimmt. Der Hinterrand (*hr*) wird von dem rechts gelegenen sich verjüngenden Teil der Schale gebildet. Der Unterrand (*ur*) wird von dem fast geradlinig verlaufenden unteren Teil der Muschel gebildet. Am Wirbel sind die beiden Schalenklappen durch das Ligament verbunden. Dieses wird durch ein elastisches Band gebildet, das die beiden Schalenhälften automatisch, also gegen den Willen des Tieres zu öffnen bestrebt ist. Darüber lagert nach außen ein zweites unelastisches Ligamentband. Der Teil, der von dem Wirbel nach dem Hinterrande etwas ansteigt, wird Schild (*sch*) genannt. Bei jüngeren Tieren (Fig. 2) tritt öfters die Ausbildung desselben etwas stärker hervor, die aber später, durch das stärkere Wachstum der Muschel nach dem Hinterende wieder zurücktritt.

Junge Anodonten von nur wenigen Millimetern Größe zeigen noch keine ausgesprochene Färbung, sondern eine weißliche, durchsichtige Schale. Bei den älter werdenden Exemplaren tritt eine gelblich braune Farbe hervor, die bei noch älteren Tieren einer dunkel- bis schwarzbraunen Färbung Platz macht.

Auf der Schale befinden sich in nahezu konzentrischer Anordnung die Anwachsstreifen, welche man auch als Jahresringe bezeichnet hat (Fig. 1 *j*). Diese entsprechen immer einer bestimmten Wachstumsperiode, und, wie wir später noch sehen werden, findet tatsächlich der Schalenzuwachs von einem bis zum nächst folgenden stärker hervortretenden Streifen in einem Jahre statt. Bei älteren Muscheln findet man am oberen Hinterrande in der Nähe des Schildes (Fig. 1 *sch*), ein charakteristisches Aussehen, das teilweise auch an dem entsprechenden Teil des Vorderrandes, hier aber weniger stark ausgeprägt, anzutreffen ist. Man bemerkt nämlich besonders an diesen Stellen ein blättriges, schuppiges Aussehen, das durch Übereinanderlagerung der die eigentliche Kalkschale bedeckenden organischen Schicht, dem Periostracum, von früheren Autoren auch Epicuticula oder Epidermis genannt, hervorgerufen wird. Die einzelnen Blätter entsprechen auch hier den Anwachsstreifen, die an diesen Stellen auf einen engeren Raum als auf der Schalenmitte zusammengedrängt sind. Die schützende Periostracumschicht findet sich schon vielfach bei jüngeren Tieren am Wirbel nicht mehr vor, da sie hier in noch nicht allzugroßer Stärke abgelagert wird und daher leichter der Zerstörung anheimfällt.

Für das Verständnis des Schalenbaues ist der Zusammenhang der Schale mit dem Weichkörper des Tieres von größter Bedeutung. Unter den beiden Schalenhälften befinden sich die zwei Mantellappen, die am Rücken in der sogenannten Mantelnaht verwachsen sind. Im wesentlichen bestehen die Mantellappen aus einer Bindegewebsmasse, die innen und außen von einem einschichtigen Epithel begrenzt werden. Das Bindegewebe ist von Längs- und Quermuskeln durchzogen. Kurz vor dem Schalenrande treten Quermuskeln nach außen und heften sich parallel dem Rande an die Innenseite der Schale, die Mantellinie bildend (Fig. 59 *ml*). Diese verläuft nach dem vorderen und hinteren Ende der Muschel, in die Ränder der entsprechenden Schließmuskelansätze übergehend. Längs der Mantelränder findet sich eine Falte, in der das Periostracum entspringt, um nach außen umzubiegen, die Schale zu bedecken. Im Innern der Schale bemerkt man Eindrücke, die von verschiedenen Muskeln herrühren. Die beiden größeren entsprechen den Muskelenden des hinteren (Fig. 59 *hsa*) und vorderen Schließmuskels (*vsa*). Diese beiden zum Schließen der Schale dienenden Adductoren durchziehen quer den Körper des Tieres. Der Weg, welchen die Schließmuskeln beim Fortrücken an der Schale genommen haben, ist je durch einen nahezu dreieckigen Abdruck gekennzeichnet, an dem man die Wachstumszunahme der Muskeln verfolgen kann. Gleichzeitig läßt sich erkennen, daß der Adductor posterior in derselben Zeit sich um eine größere Strecke an der Schale fortgeschoben hat, als der Adductor anterior (Fig. 59). Am oberen Ende des hinteren Schließmuskels heftet sich der Retractor pedis posterior (Fig. 59 *hra*) an die Schale. Dieser zieht schräg nach vorn, um mit dem gleichen Muskel der andern Schalenhälfte zu verschmelzen. Dieser gemeinsame Teil des hinteren Fußretractors steht dann mit dem hinteren Teil des muskulösen Fußes in Verbindung. An dem unteren Ende des vorderen Schließmuskels befindet sich die Ansatzstelle des Retractor pedis anterior (Fig. 59 *vra*). Die zwei Teile des vordern Fußretractors laufen von beiden Schalenklappen schräg nach hinten, um sich ebenfalls, kurz bevor sie mit der vorderen, oberen Seite des Fußes in Zusammenhang treten, zu einem gemeinsamen Muskel zu vereinigen. Am Vorderrande kurz vor Beginn des Ligamentes finden sich an der Innenseite der Schale, ungefähr 3—4 mm vom Rande entfernt, die Ansätze von drei bis vier kleinen Muskeln, die mit den Muskelbündeln der Mantellappen in Verbindung stehen. Die Ansätze dieser kleinen Muskeln sind besonders gut an den Schalen älterer Muscheln zu erkennen. Ein weiterer, aber nur sehr zarter Zusammenhang, den wir später noch ausführlich zu besprechen haben, findet längs des inneren Ligamentbandes und an den demselben anliegenden Nymphenleisten statt.

Ein Schloß fehlt den Anodonten. Nach NEUMAYR (vgl. S. 415)

»wird man vom Standpunkte der Selektionstheorie sehr natürlich folgern, daß das Vorhandensein einer festen Zahnverbindung als ein Schutz gegen Verschiebung der beiden Schalenklappen von großem Nutzen ist.« »Dem steht aber die andre sehr auffallende Tatsache gegenüber, daß in einer Menge von Abteilungen reduktive Formen auftreten, bei welchen das Schloß wieder verloren geht oder wenigstens ganz bedeutungslos wird«, wie es z. B. bei *Anodonta* der Fall ist. »Entweder ist demnach das Schloß nicht durch Zuchtwahl erworben, oder es muß sich nachweisen lassen, daß der Besitz eines solchen nur unter gewissen Umständen von Nutzen, unter andern aber ohne Bedeutung ist und daß gut entwickelte Zähne bei solchen Gruppen vorkommen, welche vorwiegend unter jenen, daß sie fehlen bei solchen, welche unter diesen Verhältnissen leben. In der Tat läßt sich z. B. anführen, daß die mit kräftigen Zähnen versehenen Unionen vorwiegend im bewegten Wasser der Flüsse, die zahnlosen Anodonten in Teichen vorkommen.«

Die Schale wird von drei Schichten, der Periostracum-, der Prismen- und von der Perlmutterlage gebildet, die sich in ihrer Zusammensetzung und ihrem Bau unterscheiden. Außerdem finden wir besonders an allen Muskelansätzen eine vierte Schalenschicht, die bisher als durchsichtige Substanz oder helle Schicht bezeichnet wurde.

Die Periostracumschicht.

Das Periostracum besteht aus organischer Substanz und hat ein gelbes bis dunkelbraunes, chitinähnliches Aussehen. Nach den Untersuchungen von O. Römer stimmt jedoch die Periostracumsubstanz nicht mit Chitin überein, das ein stickstoffhaltiges Derivat eines Kohlehydrats sei, während man es hier mit Stoffen zu tun habe, die zu den Albuminoiden gehören. An dem Schalenrande biegt es nach dem Innern um, indem es sich immer mehr verjüngt und endigt als eine sehr dünne Membran in der schon oben erwähnten Falte des Mantelrandes, der es seine Entstehung verdankt (Fig. 6 u. 7 *mrf*). Die ersten Anfänge des Periostracums liegen in dem Grunde der Mantelrandfalte, dort wo das niedrige kubische Epithel in das hohe Cylinderepithel allmählich übergeht. An dieser Stelle ist die Periostracumsubstanz als eine äußerst feine Membran zu erkennen, die gewöhnlich dem kubischen Epithel fest anliegt. Dieser Teil des Periostracums, den Tullberg als »inneres Periostracum« bezeichnet, nimmt vielfach eine Färbung mit Heidenhain oder Eosin an, während das »äußere Periostracum«, das die Schale bedeckt, auf diese Farben nicht reagiert.

Im Querschnitt zeigt der in der Mantelrandfalte befindliche Teil des Periostracums ein homogenes Aussehen. Nur selten läßt es sich mit sehr starken Systemen in einzelne Lamellen auflösen, die auf die Entstehungsweise durch Aufeinanderlagern äußerst feiner Membranen hindeuten. Die Mantelrandfalte läuft in Form einer Rinne am ganzen Mantelrand entlang, um allmählich auf dem Rücken des Tieres mit dem Beginn der Mantelnaht aufzuhören, dort wo die beiden Mantellappen verwachsen sind.

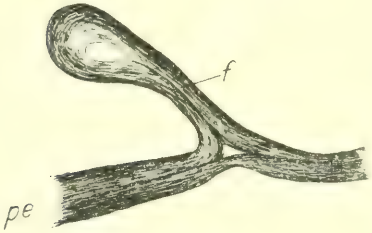


Fig. 3.
Periostracumfalte (*f*) zwischen Mantel- und Schalenrand. Vergr. 700 : 1.

An Querschnitten sieht man auf der Strecke von der Mantelrandfalte bis zum Schalenrand, daß das Periostracum zahlreiche Faltungen bildet (Fig. 3). Nach F. Müller sollen dies keine Falten, sondern Auswüchse des Periostracums sein. »Man sieht, wie das Periostracum unterhalb der Schlingen ruhig weiter verläuft und an Dicke allmählich zunimmt, während jene membranösen Auswüchse überall dieselbe Stärke besitzen. Sie beginnen überhaupt erst, wenn das Periostracum eine gewisse Dicke erreicht hat und finden sich nur auf der nach außen gelegenen Seite desselben. Dort, wo das Periostracum schon sehr stark geworden ist, erkennt man deutlich, daß die die Schlinge bildende Membran sich nur von dem äußersten Teil des Periostracums aus erhebt und an dieser Erhebungsstelle zugleich geschlossen ist und über derselben durch abermaliges Öffnen und Schließen mannigfache Formen bildet. Die Auswüchse verschmelzen nicht miteinander, um zur Verdickung des Periostracums beizutragen, sondern bleiben bestehen und rücken beim weiteren Wachstum der Schale auf dieselbe hinauf und bilden dort jene blättrigen Rauhigkeiten der Epidermis, welche man als Anwachsstreifen bezeichnet.« (vgl. S. 229). Diese Gebilde sind keine Auswüchse des Periostracums, sondern wirkliche Faltungen desselben, wie dies ja auch schon von M. de Villepoix beschrieben ist. Sie sind durch stärkere Produktion von Periostracumsubstanz entstanden als notwendig war, um die Verbindung zwischen Mantelrandfalte und Schalenrand in Form einer glatten Membran herzustellen. Im Querschnitt durch eine solche Periostracumfalte erkennen wir in der Mitte eine längs verlaufende Linie, dort wo sich die beiden Teile zusammengelegt haben. An ihrem distalen Ende sind die Falten nicht völlig verschmolzen, so daß wir im Querschnitt eine Öse erkennen (Fig. 3). Ein weiterer Beweis, daß wir Faltungen vor uns haben, ergibt sich aus der im Gegensatz zu F. Müller fast an jedem solchen Gebilde am basalen Teil sich findenden dreieckigen Öffnung (Fig. 3), die so entstanden ist, daß, nachdem die Falte gebildet ist, von innen her neue Periostracumlamellen angelagert wurden. Auch der Ansicht Müllers, daß diese blättrigen Rauhigkeiten auf die Schale rücken und dort die Ansatzstreifen bilden, kann man nicht beistimmen. Die Anwachsstreifen sind lediglich, wie schon oben erwähnt, die Ränder der Schale in früheren Altersstadien. Die Falten ergeben auf dem Periostracum Gebilde, wie man sie im Querschnitt in Fig. 4 sehen kann, von teils sehr komplizierten Formen.

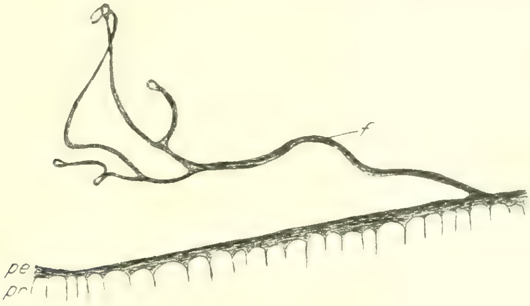


Fig. 4.

Periostracumfalte (*f*) von komplizierterer Gestalt auf der Oberfläche der Schale. Vergr. 144 : 1.

Eine Spaltung des Periostracums, wie sie F. Müller beschreibt, ist ebenso wie es Moynier de Villepoix festgestellt hat, nicht vorhanden. »Ungefähr in der Mitte zwischen Mantel und Schalenrand findet eine stärkere Verdickung des Periostracums statt, an welcher eine Spaltung eintritt. Diese Verdickung und damit verbundene Spaltung des Periostracums ist besonders in dem ganzen mittleren Teil des Schalenrandes zu konstatieren, nach vorn und hinten wird die Verdickung geringer und hört allmählich auf. Der äußere Fortsatz dieser Verdickung, das eigentliche Periostracum, überzieht die Oberfläche der Schale, der andre Fortsatz geht an die Innenfläche des Schalenrandes über« (vgl. S. 213 u. 214). Diese Beschreibung von Müller sei deswegen angeführt, weil sie für ihn einer seiner Beweise gegen das Appositionswachstum der Schale ist; nämlich gerade durch den Teil des Periostracums, der von der Verdickung nach der Innenseite der Schale gehen soll, wird der äußere Teil des Periostracums, der die Oberfläche überzieht, von dem Epithel des Mantels getrennt und kann von diesem keinen Zuwachs zur Verstärkung erlangen. Ein solches Bild, das Müller als eine Spaltung des Periostracums beschreibt, war wahrscheinlich ein Secretprodukt, das von dem Außenepithel (Fig. 6 *aep*) ausgeschieden wurde, um zur Verstärkung des Periostracums beizutragen. Diese beiden Teile waren aber noch nicht verschmolzen. Solche Bilder erhält man öfters bei Schnitten durch den Mantelrand von Tieren, die gerade Stoffe zur Verstärkung der Schalenschichten ausgeschieden haben.

Von der Fläche gesehen läßt das Periostracum am Anfang keine Struktur erkennen, außer den oben erwähnten Falten, die in der Aufsicht sich als dunklere Streifen von ihrer Umgebung abheben, die dem Schalenrand vielfach parallel laufen. Bei stärkerer Vergrößerung findet man jedoch auf dem Periostracum bläulich gelbe Kügelchen, die F. Müller folgendermaßen beschreibt (vgl. S. 231 u. 232). »In einiger Entfernung vom Mantelrande bemerkt man, allerdings nur bei sehr starker Vergrößerung und sehr scharfer Einstellung, kleine helle, regellos zerstreute Punkte.« »Bei durchfallendem Licht zeigten jene Pünktchen eine matt bläuliche Farbe. Von den zerstreut auf der Oberfläche der Membran liegenden Kalkkörperchen unterscheiden sie sich deutlich durch ihre regelmäßige Rundung.« »Als Bildungen, welche zur Prismenschicht gehören, sind sie jedenfalls nicht zu betrachten, denn sie unterscheiden sich von den Jugendzuständen der Prismen einmal durch ihre überall gleichbleibende Größe, was bei jenen nicht der Fall ist, ferner sind die jüngsten Prismen bereits größer, als jene Pünktchen. Man findet letztere auch noch zwischen den größeren Stadien der Prismen an der Oberfläche der organischen Zwischensubstanz so lange, als dieselbe noch einige Dicke besitzt.« Dieser Schilderung Müllers ist vorläufig nichts weiter hinzuzufügen, als daß diese Gebilde sich an der Innenfläche des Periostracums befinden. Bei einer jungen *Anodonta* von etwa 12 mm Größe mit noch fast vollständig durchsichtiger Schale ließ sich beobachten, daß das ganze Periostracum, auch dort wo die Prismenschicht schon vollständig ausgebildet war, mit solchen matt bläulichen Kügelchen besetzt war. Auf diese Gebilde werden wir noch später zurückzukommen haben.

Moynier de Villepoix fand bei einer jungen *Anodonta* von 21 mm Größe die Innenfläche des noch ganz jungen Periostracums zwischen Mantelrand und der Zone, wo die jungen Prismen beginnen, bedeckt mit «petits globules jaunâtres et refrigents», die von einem hellen Hof umgeben waren (vgl. S. 476). Von dem Vorkommen solcher Gebilde konnte ich mich ebenfalls überzeugen. Sie hoben sich von der Unterlage, dem Periostracum, als gelbe bis dunkelbraune, rundliche Gebilde ab. Teilweise waren auch zwei oder mehrere zusammen verschmolzen (Fig. 5). Diese Gebilde zeigten sich bei hoher Einstellung dunkel und dann mit einem hellen Saum; bei tiefer Einstellung wurden sie hell. Sie ließen eine schwache, konzentrische Schichtung erkennen, und bei gewisser Einstellung im Innern einen centralen Punkt, der stärker lichtbrechend hervortrat.

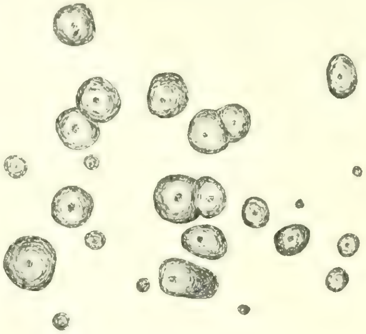


Fig. 5.
Conchyolinkügelchen (*cok*) (Globules jaunâtres), die sich auf dem Periostracum des Schalenrandes und auf jungen Schalenregeneraten vorfinden. Vergr. 1000 : 1.

Besonders sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die »mattbläulichen Kügelchen« von F. Müller und die »globules jaunâtres« von M. de Villepoix, die sich in ihrem Äußeren durch ihre verschiedene Größe unterscheiden, keineswegs gleichen Strukturverhältnissen entsprechen, wie Biedermann geneigt ist anzunehmen. Die »globules jaunâtres« werden ebenfalls später noch zu erwähnen sein.

Die Epithelzellen der Mantelrandfalte.

Im allgemeinen sehen die Zellen, welche die Mantelrandfalte auskleiden, so aus, wie es in dem Übersichtsbild (Fig. 6) wiedergegeben ist, das einen Querschnitt aus der Mitte des Mantelrandes mit ansetzendem Periostracum darstellt. Dasselbe liegt hier einem niedrigen kubischen Epithel an (*nep*), mit dem die organische Membran stets fest verbunden ist. Nach dem Faltengrund werden diese Zellen noch kleiner und laufen schließlich in eine Spitze aus. Nach F. Müller ist dieses Epithel bei *Anodonta* gerade in der Mitte des Schalenrandes nicht vorhanden, sondern das Periostracum soll sich direkt an die Muskelenden ansetzen, die von der Mantellinie nach den beiden Lappen der Mantelrandfalte verlaufen; nach dem vorderen und hinteren Ende des Mantelrandes gibt er jedoch ein Epithel zu (S. 230).

Die Kerne des kubischen Epithels sind deutlich sichtbar, von runder oder ovaler Gestalt. Nach dem Innern des Mantellappens sind die Zellen stets durch eine gut sichtbare Basalmembran gegen die sich anschließenden Bindegewebsmassen und Muskelzüge abgegrenzt. Ein Eindringen von Muskelenden in dieses Epithel bis zum Periostracum, wie es List bei *Mytilus* beobachtete, findet bei *Anodonta* nicht statt. Bei der letzten zeigt das Protoplasma der genannten Epithelzellen

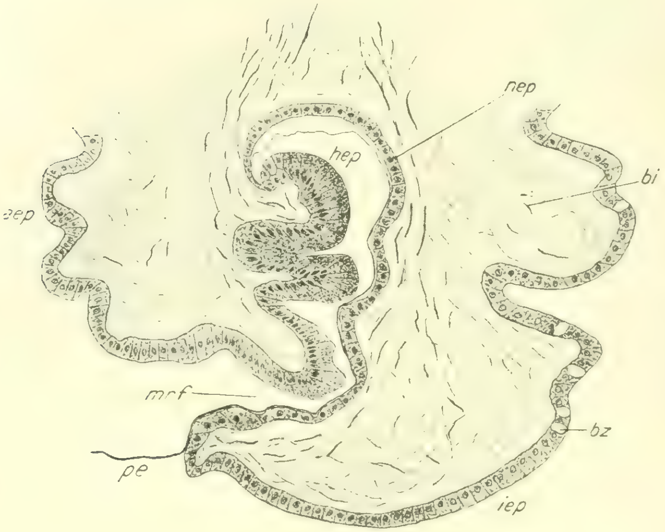


Fig. 6.

Übersichtsbild eines Querschnittes durch die Mantelrandfalte (*mrf*) mit dem jung sich anlegenden Periostracum (*pe*) an dem niedrigen Epithel (*nep*). Gegenüber hohes Cylinderepithel (*hep*). Im Grunde der Falte drüsenartig aussehende Zellen (*drz*). Vergr. 112 : 1.

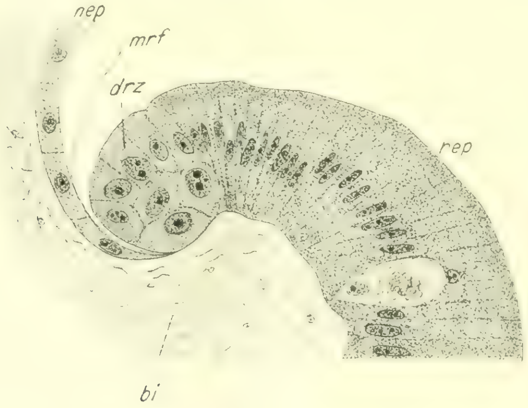


Fig. 7.

Stark vergrößerter Teil der im Grunde der Mantelrandfalte gelegenen Epithelzellen. Vergr. 520:1.

eine feine, faserige Struktur, die man besonders deutlich an den Zellelementen im Grunde der Falte beobachten kann (Fig. 7 *nep*). T. Tullberg beschreibt bei *Mytilus* diese Zellen als kleine Elemente mit undeutlichen Kernen, deren Formen er erst nach Härtung mit Osmiumsäure erkennen konnte. Bemerkenswert ist nach ihm eine Streifung des Zellinhaltes, die gerade auf der dem Periostracum zugewandten Seite deutlich ist (vgl. S. 21), ähnlich wie es auch Rawitz beschreibt (vgl. III. Teil, S. 196). Ehrenbaum dagegen sah sie als deutlich begrenzte Gebilde von wechselnder Höhe mit gleichmäßig körneligem Inhalt. Niemals konnte er eine faserige Struktur der Zellen beobachten (S. 38).

Das junge Periostracum verläuft nicht immer gleichmäßig an der Oberfläche des kubischen Epithels der Mantelrandfalte entlang, sondern häufig beobachtet man an der organischen Membran Falten, die gegen das ihr anliegende Epithel gerichtet sind (Fig. 8 *f*). Ob diese Faltungen künstlich dadurch entstanden sind, daß bei der Konservierung starke Kontraktionen stattgefunden haben, wobei sich der fest mit dem Epithel verbundene jüngste Teil des Periostracums in Falten legen mußte, sei dahingestellt. Jedenfalls ließen sich solche Bilder an allen Präparaten beobachten. Vielleicht dient dieses Ineinandergreifen von Periostracum und Epithel dazu, die Befestigung zwischen den beiden zu erhöhen, was besonders erforderlich erscheint, wenn beim Schließen der Schale der Mantelrand in die Schalenklappen zurückgezogen wird.

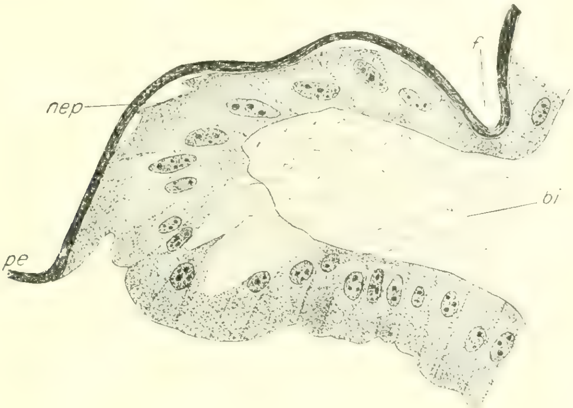


Fig. 8.

Übergang des niedrigen, kubischen Epithels (*nep*) der Mantelrandfalte in das Epithel der inneren Seite des Mantels (*iep*). Vergr. 800 : 1.

An der tiefsten Stelle der Mantelrandfalte findet sich gewöhnlich zwischen den kubischen Epithelzellen und den darauf folgenden hohen Cylinderzellen ein Vorsprung, dessen Zellen einen blasigen, drüsenartigen

Eindruck machen (Fig. 7 *drz*). Dieser Komplex besteht aus ungefähr acht bis zehn Zellen, die unregelmäßig in mehreren Schichten übereinander lagern. Sie besitzen einen großen, deutlichen runden Kern.

Auf diesen Zellenkomplex folgt das Epithel, welches die dem Periostracum gegenüberliegende Seite der Mantelrandfalte auskleidet. Es zeigt eine ganz andre Beschaffenheit. Man sieht ein typisches Cylinderepithel, das dicht zusammengedrängt erscheint (Fig. 6, 7 *hep*). In dem basalen Teil der Zellen liegt der langgestreckte Kern; der distale Teil besteht aus dem dichten körneligen Plasma. Die Zellgrenzen sind nur deutlich bei sehr dünnen Schnitten zu erkennen. »Die aneinander gepreßten Zellen bieten beim ersten Anblick das Charakteristische eines Drüsenepithels, besonders ist dies bei größeren ausgewachsenen Exemplaren zu sehen. Oft findet man auch Bilder dieses Epithels, deren Zellen sich nur an ihren Enden berühren, sodaß ein nach zwei Seiten spitz zulaufender Zwischenraum entsteht.« Diese Epithelien, müssen, wie es MOYNIER DE VILLEPOIX beschreibt, »beträchtliche Anschwellungen erreichen, eine Folge übrigens ihrer secretorischen Tätigkeit« (vgl. S. 494). Das Epithel behält noch eine kurze Strecke außerhalb der Mantelrandfalte dieses Aussehen bei. Dann werden die Zellen etwas niedriger und breiter, um kurz vor dem Übergang in das Außenepithel, das die größte Oberfläche des Mantels bedeckt, wieder eine kleine Strecke an Höhe zuzunehmen. An Querschnitten durch junge Muscheln mit Schale ließen sich diese hohen Cylinderzellen des Mantelaußenepithels im Zusammenhang mit der Prismenregion des Schalenrandes beobachten. Es handelt sich also wohl um die Zellen des Mantelrandes, die hier das Material zur Prismenbildung liefern (Fig. 44 *pep*). Dieselbe Rolle schreibt M. DE VILLEPOIX den hohen Cylinderzellen des Mantelaußenepithels zu.

In dem Mantelaußenepithel bemerken wir öfters rundliche Zellen mit eosinophilem Inhalt, auf deren genaue Beschreibung erst später im Zusammenhang mit der Besprechung der Zellen der Mantelnaht eingegangen werden soll. Außer den Becher- oder Schleimzellen des Mantelepithels sind noch Einschlüsse von größeren gelben Ballen zu erwähnen, die von einem Amöbocyt aus dem Bindegewebe durch das Epithel nach außen geschafft werden (Fig. 48 *gb*), wie sie schon von DE BRUYNE beschrieben worden sind. Ob diese größeren gelben Massen zum Schalenaufbau benutzt werden, sei dahingestellt, da wir sie in fast gleicher Zahl auch in dem Mantelinnenepithel vorfinden. Das Epithel der Innenseite des Mantels findet man auch häufig mit Pigment versehen, das aus kleinen gelben Körnchen besteht.

Bei *Mytilus* fand TULLBERG (vgl. S. 21) dort, wo das Periostracum die Mantelfalte verläßt, an dem Übergang des niedrigen, cubischen Epithels in das Mantelinnenepithel, Zellen von blasiger, bindegewebsartiger Beschaffenheit. Bei *Anodonta* läßt sich ähnliches nicht beobachten; der Übergang der Zellen erfolgt allmählich, wie es in Fig. 8 *nep* wiedergegeben ist. Am Ausgang der Falte strecken sich die kubischen Zellen mehr in die Höhe und sie lassen auch hier noch eine sehr feine streifige Struktur ihres Plasmas erkennen. Die Kerne nehmen ebenfalls eine längliche Gestalt an. Das Periostracum läßt sich genau bis an die Zelle verfolgen, mit der es noch in festem Zusammenhang steht.

Über das Fortrücken des Periostracums an den Zellen, mit denen es fest verbunden ist, gibt es meines Wissens nur die Angabe TULLBERGS (vgl. S. 28), nach dem es klar erscheint, »daß dies in derselben Weise geschieht wie die Muskeln wandern, und nach meiner Ansicht würden also die äußersten Zellen unaufhörlich resorbiert oder in wirkliche Cylinderzellen umgebildet werden, je nachdem sich neue Zellen an dem inneren Rande des Periostracums entwickeln.« Die am äußeren Ende des kubischen Epithels befindlichen bindegewebsartigen Zellen bei *Mytilus* hält TULLBERG für Übergänge der eben erwähnten resorbierten Zellen. Da aber bei *Anodonta* ähnliches sich nicht beobachten läßt, so kann auch diese Erklärung kaum hier Anwendung finden. Vielleicht findet an dem cubischen Epithel nur eine Loslösung an einigen Stellen statt, so immer noch mit den befestigten Stellen den Zusammenhang zwischen Periostracum und Weichteilen garantierend. Ist das Periostracum am äußersten Ende der Mantelrandfalte losgelöst, so kann ein Stück der organischen Membran, vielleicht durch die oben erwähnte Faltenbildung begünstigt, herausgeschoben werden.

Die Prismenschicht.

Unter dem Periostracum liegt in sehr engem Zusammenhang damit die Prismenschicht, deren Bildungsstadien man an der die ganze Kalkschale bedeckenden Membran, kurz nachdem diese auf die Oberseite umgebogen ist, beobachten kann. Man bemerkt hier von der Fläche gesehen auf dem sich immer mehr verdickenden Periostracum kleine, unregelmäßig zerstreute, rundliche Gebilde verschiedener Größe, welche die ersten Anfänge der Prismen darstellen (Fig. 9). Von ihrer Umgebung heben sie sich durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ab, bei hoher Einstellung erscheinen sie heller, bei tiefer Einstellung jedoch dunkler als ihre Umgebung. In der Mitte jedes einzelnen Gebildes findet sich ein Punkt, der sich gerade umgekehrt verhält, und mit der

Lichtbrechung der oben erwähnten »globules jaunâtres« übereinstimmt. Um diesen central gelegenen Punkt befinden sich in jedem einzelnen Prisma konzentrisch angeordnete Kreise (Fig. 9), die je nach der Größe der Prismenanfänge nach der Schalenoberfläche zu an Zahl zunehmen. Wie Biedermann schon beobachtet hat (vgl. S. 37), »überzeugt man sich bei Betrachtung des Präparates von der äußeren, d. h. der Schalenoberfläche leicht, daß der kleine Kern eines jeden jungen Prismas in einem höheren, also dem Beschauer näheren Niveau liegt, als die peripheren konzentrischen Schichten, von denen wieder die äußerste jeweils am weitesten von der Außenfläche des Periostracums entfernt liegt.«

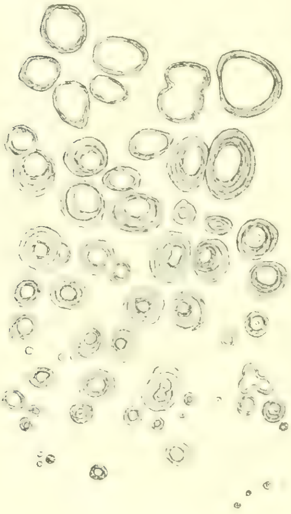


Fig. 9.

Flächenansicht junger Prismenanlagen am Schalenrand. Vergr. 368:1.

Moynier de Villepoix schließt aus seinen Beobachtungen an den Bildungsstadien der Prismenschicht, daß sich in den jüngsten Prismenanlagen eine colloidale Masse befindet, die aus einem Gemisch von Kalksalzen und Eiweißstoffen besteht. Bei der weiteren Ausbildung der Prismen kristallisiert kohlensaurer Kalk aus, was sich in Form der beschriebenen konzentrischen Kreise in der Flächenansicht bemerkbar macht. Ferner scheidet sich eine organische Membran ab, welche die Conchyolinhülle der Prismen bildet.

Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man auch eine zarte radiäre Streifung der Prismenanfänge (Fig. 10). Der centrale Kern wird mit stärkeren Systemen in winzige Körnchen zerlegt, die eine gelbliche Färbung besitzen. Nach ihrem Aussehen dürften sie aus Periostracum ähnlicher Substanz bestehen. Bei hoher Einstellung, also wenn der centrale Körper dunkel erscheint, sieht man um ihn einen hellen Hof, so daß dann dieser Teil noch mehr an das schon oben angedeutete ähnliche Aussehen der »globules jaunâtres« erinnert. Solche Gebilde ließen sich auch an Querschnitten durch die Schale einer jungen *Anodonta* von 12 mm Größe in dem obersten der Außenfläche des Periostracums zu gelegenen Teile der Prismen beobachten. In Fig. 10*a* sehen wir einen öfters zu Gesicht kommenden Querschliff durch ein Prisma, bei dem der höchst gelegene centrale Kern weggeschliffen ist.

Im Innern erblickt man ein Polygon, von dessen Ecken Leisten nach der Peripherie des Prismas zu laufen.

Die jüngsten Prismenanlagen haben rundliche Gestalt (Fig. 9). Sie befinden sich am äußersten Ende des Schalenrandes. Nach der Schalenoberfläche nehmen die Prismen an Größe zu, wodurch sie zusammengedrängt erscheinen. Sind die jungen Prismen durch beständiges Dickenwachstum einander noch näher gerückt, so beginnen sie sich gegenseitig abzuplatten. Ehe die Prismenanlagen durch allseitige Berührung in die polygonale Felderung übergehen, wie sie uns ein Querschliff durch eine ausgebildete Prismenschicht zeigt (Fig. 21), nehmen sie vielfach unregelmäßige Formen an. Es kommt zu tiefen Einkerbungen des Randes und zeitweise zeigen die Umrißformen ein strahliges, gezacktes Aussehen, wie es noch einmal im Anschluß an die Fig. 32 und 56 zu erwähnen sein wird. Die größten Zacken bleiben auch noch bei der ausgebildeten Prismenschicht erhalten und machen sich dort als nach dem Innern der einzelnen Prismen vorspringende Leisten bemerkbar (Fig. 10, 10*a*, 21 *pel*). Diese radiär in manche Prismen vordringende Periostracumleisten stellen sich als Querschnitte von Längssepten in den Prismenscheidewänden heraus. Die Septen verlaufen an dem nach der Perlmutterschicht zugewandten Teile der Prismen ungefähr parallel der Längsachse derselben, während sie nach dem entgegengesetzten äußeren Ende zu konvergieren (Fig. 11, 12 *pel*). Auch Biedermann hat diese Längsleisten beobachtet, welche von der Peripherie mehr oder weniger tief in die Substanz der Prismen einschneiden und so eine Art von Kanellierung oder Faltung derselben erzeugen, die aber niemals die Prismenachse erreichen.

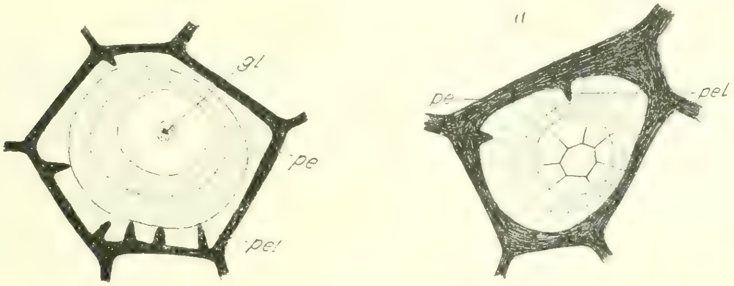


Fig. 10 und 10*a*.
Querschliffe durch die oberen Regionen ausgebildeter Prismen. Im Innern von Fig. 10 der central gelegene Punkt (*gl*). Vergr. 864 : 1.

An Längsschnitten durch junge Prismenanlagen bemerkt man, daß diese mit ihrem abgerundeten äußeren, der Schalenoberfläche zugewandten Ende in der Periostracumsubstanz stecken (Fig. 11, 12). Den äußersten Teil nimmt die Stelle ein, die in der Aufsicht als central gelegenes, stärker lichtbrechendes Centrum zu erkennen war. Die in der Flächenansicht beschriebenen konzentrischen Kreise zeigen sich im Längsschnitt als rundliche Scheibchen, die an einer bestimmten Stelle ihren größten Durchmesser erreichen (Fig. 11, 12). Die nächstfolgenden Schichten werden bis zu einer bestimmten Region wieder kleiner. Dieser äußere, kugelige Teil der jungen Prismen, der aus dünnen Scheibchen zusammengesetzt erscheint, zeigt gewöhnlich ein helleres Aussehen. Die sich anschließende Partie besitzt meist die dunkelgelbe bis braune Färbung des Periostracums und stellt die Umhüllung des inneren nach der Schaleninnenfläche zu gelegenen Teiles der jungen Prismen dar. Die organische Querscheidewand ist längs und quer in dickere und dünnere Conchyolinleisten differenziert. Die Längsleisten entsprechen den oben erwähnten Gebilden, die an Flächenschliffen als radiär in das Innere der Prismen vorspringende Falten zu sehen sind, während die den beiden Außenflächen des Periostracums parallel laufenden Verdickungen mit den später noch ausführlich zu besprechenden Querstreifungen der Prismen identisch sind. Im ausgebildeten Zustand tritt der nach der Außenfläche der Schale zugewandte hellere, kugelige Teil der Prismen zurück und macht einer sanften Abrundung Platz, die eine entsprechende Aushöhlung des Periostracums einnimmt.

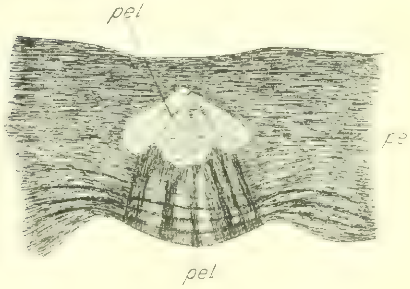


Fig. 11.

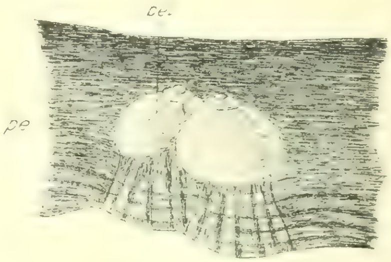


Fig. 12.

Längsschnitte durch junge Prismenanlagen. Fig. 12 stellt die Kombination zweier nahe aneinanderliegender Prismen dar. Vergr. 800 : 1.

Öfters beobachtet man bei jungen Prismen eine Verschmelzung benachbarter Anlagen (Fig. 9). Nach Biedermann (vgl. S. 37) »geschieht dies regelmäßig, wenn zwei noch in die Dicke wachsende junge Prismen so nahe zu liegen kommen, daß sie sich zunächst nur an einem

Punkte berühren. Durch weitere Kalkablagerungen entsteht dann eine flächenhafte Berührung und man erhält vielfach Bilder, welche lebhaft an sich teilende Zellen erinnern.« Diese Bilder erinnern in der Aufsicht auch an die Kombination zweier oder mehrerer Stärkekörner, besonders wenn man noch die radiäre Streifung der jungen Prismenanlagen in Betracht zieht. In Fig. 12 haben wir eine Ansicht solcher Bildungen, wie diese sich uns im Längsschnitt zeigen.

Nach der Entkalkung eines Stückes vom Schalenrand mit jungen Prismenanlagen bleiben die Strukturverhältnisse zum größten Teil erhalten. »Insbesondere erscheint die konzentrische Schichtung der jungen Prismen in der Flächenansicht außerordentlich deutlich und schon bei den allerjüngsten Anlagen insofern angedeutet, als dieselben bei einer gewissen Einstellung im Centrum ein Pünktchen erkennen lassen, welches vor Entfernung des Kalkes nicht sichtbar war und offenbar den allerersten Beginn der Ablagerung markiert. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß während und vor der Entkalkung die jüngsten Prismenformen bei hoher Einstellung heller, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen, sich dies nach Entfernung des Kalkes gerade umgekehrt verhält. Sehr deutlich läßt sich wieder die Tatsache konstatieren, daß in jedem Falle, wo bereits mehrere konzentrische Ringe entwickelt sind, dieselben niemals bei einer bestimmten Einstellung gleich deutlich erscheinen und daher auch nicht in einer Ebene gelegen sein können« (vgl. S. 38). Daß der central gelegene Kern der jungen Prismen auch schon vor der Entkalkung an geeigneten Schliffen zu sehen ist, ebenso an Totalpräparaten ist schon früher erwähnt worden. Von der Richtigkeit der Beobachtungen von BIEDERMANN an Flächenansichten kann man sich leicht an den Längsschnittbildern (Fig. 11 u. 12), die er wohl noch nicht gekannt hat, überzeugen. »Stets liegt bei Betrachtung von der Außenseite der Schale her der innerste kleinste Kreis dem Beschauer zunächst, und man muß den Tubus um so tiefer senken, einen je weiter nach außen gelegenen Ring man scharf sehen will« (vgl. S. 38).

An den Flächenansichten der jung sich anlegenden Prismen bemerkt man um den central gelegenen Punkt einen hellen, stärker hervortretenden Ring, der bei den größer werdenden Prismen ebenfalls an Umfang zunimmt (Fig. 9). Dieser hellere Kreis entspricht im Längsschnitt durch die Bildungsstadien der Stelle, wo an dem oberen helleren Teil des Prismas sich der an die organische Masse angrenzende engste Durchmesser befindet (Fig. 11 u. 12). Dieser Teil erweitert sich beim Größerwerden der Prismen immer mehr, so daß in der Aufsicht gesehen, der hellere Kreis einen größeren Durchmesser annimmt, der schließlich mit der die Prismen peripher umgebenden Hülle zusammenfällt, so daß völlig ausgebildete Stadien von der Fläche ohne Unterschied der Helligkeit in ihrem ganzen Durchmesser erscheinen.

Sind die jungen Prismen so nahe aneinander gerückt, daß sie die schon erwähnte polygonale Felderung bilden, so kann natürlich ein Wachstum in die Dicke nicht mehr erfolgen, sondern die weiter angelagerten Substanzen werden nur noch dazu verwendet, die Prismen in der Länge zu vergrößern.

Im Querschliff betrachtet, haben die Prismen das ihren Namen verdankende Aussehen. Sie sitzen dicht gedrängt nebeneinander und sind stets voneinander auf allen Seiten durch Conchyolinmembranen getrennt, die mit dem Periostracum der Schalenoberfläche in direktem Zusammenhang stehen (Fig. 13). An entkalkten Flächenschliffen kann man sich, besonders wenn man durch Verschiebung des Präparates eine etwas seitliche Ansicht bekommt, leicht von dem Vorhandensein einer die Prismen allseitig umhüllenden organischen Membran überzeugen. Wegen dieses Baues sind die Prismen von Leydig als »Kalksäckchen« bezeichnet worden. Teils stehen sie senkrecht, teils aber etwas geneigt zur Horizontalen. Es finden sich sowohl kürzere gedrungene Prismen als auch lange schmale Individuen. Während die meisten Prismen durch die ganze Dicke der Schicht hindurchgehen, indem sie nach dem Innern etwas an Umfang zunehmen, finden sich auch solche, welche die Innenseite der Prismenschicht nicht erreichen,

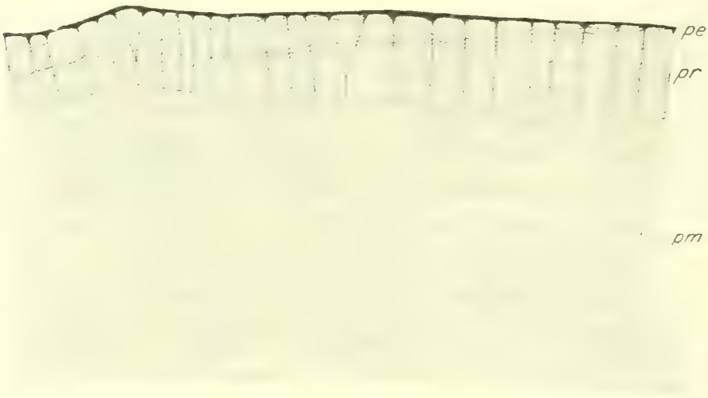


Fig. 13.

Schalenquerschliff. Vergr. 144 : 1.

sondern mehr oder weniger tief endigen, indem sie sich nach dieser Seite zuspitzen. In Fig. 14 sehen wir ein solches in isoliertem Zustande wiedergegeben. Die spitz endigenden Prismen kommen auf folgende Weise zustande. An der Periostracumschicht wird eine bestimmte Anzahl Prismen angelegt. Im Verlaufe des Längenwachstums nach der Perlmutterschicht zu werden nicht alle Prismen in gleicher Stärke weiter gebildet, sondern einige in ihrem Wachstum unterdrückt. Diese Prismen spitzen sich dann zu und endigen an verschiedenen Stellen innerhalb der Prismenschicht. Die spitz zulaufenden Elemente der Prismenschicht haben eine Besonderheit aufzuweisen, die später bei der Besprechung des Flächenschliffs ausführlich behandelt werden soll.

Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man, daß die Prismen eine Querstreifung zeigen, die etwas gebogen zur senkrecht stehenden Prismenachse verläuft. Diese Struktur kann man von dem Periostracum schräg nach unten vom Schalenrand nach dem Innern der Schale bis zu den Perlmutterlamellen verfolgen (Fig. 14). Die Querstreifen zeigen sich als dunkle von ihrer Umgebung abgehobene Linien, die bald in engeren oder etwas weiteren Abständen von einander verlaufen. Die Streifen lassen sich durch die ganze Prismenlage zusammenhängend verfolgen, woraus Biedermann sehr richtig schließt, »daß sich die Gleichzeitigkeit der Bildung dieser Strukturen ohne weiteres ergibt«. Bei dieser Schichtung handelt es sich »um eine Aufeinanderfolge physikalisch und, wie gleich hinzugefügt sei, auch chemisch verschiedener Stoffe, welche wie die Verdickungsschichten einer Pflanzenzellenmembran successive von innen her abgelagert wird« (vgl. S. 13). In wieweit dies letztere seine Richtigkeit hat, werden wir aus den weiteren Erörterungen ersehen.

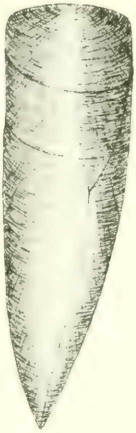


Fig. 14.
Isoliertes, nach der Perlmutterschicht spitz zulaufendes Prisma. Vergr. 640 : 1.

Die breiteren Querstreifen, deren Ursprung das Periostracum selbst ist, bilden an den Prismenhüllen besonders deutliche Verdickungen mit denselben, was man gut an geeigneten entkalkten Querschliffen beobachten kann. Nathusius von Königsborn nahm an, daß diese Querstreifung der optische Ausdruck ist von feinen quer durch die Prismen laufenden Membranen, die jedes Prisma in »ein System übereinanderliegender dünne Scheibchen zerlegen, welche durch parallel gespannte Membranen gesondert sind« (vgl. S. 89). Auch will er von der Flächenansicht her auf den durch die Prismen laufenden organischen Lamellen Hohlräumchen gesehen haben. Daß es solche nicht sein können, werden wir im Verlauf der weiteren Untersuchung erkennen.

Dieselbe Ansicht vertritt VON GÜMBEL. »Die Querwände in den Prismen rühren daher, daß an den Wänden stellenweise quer über Zwischenwände von sehr dünnen Häuten angesetzt sind. Ich habe mich an entkalkten zerfetzten Exemplaren auf das Bestimmteste von diesen Querwänden überzeugt. Höchst bemerkenswert ist die feine Textur dieser Querwände, welche nach dem Ätzen neben unregelmäßigen Fältchen mit kleinsten netzförmigen meist eckigen Grübchen dicht besetzt erscheinen, vor dem Ätzen aber fein punktiert erscheinen« (vgl. S. 390). Diese »Grübchen« stimmen wohl mit den »Hohlräumchen« von NATHUSIUS VON KÖNIGSBORN überein. Leider hat VON GÜMBEL keine Zeichnung hiervon gegeben, an der man sich hätte orientieren können. Auf die eben erwähnten Gebilde wird ebenfalls noch einmal zurückgekommen werden.

Bei der Querstreifung der Prismen konnte sich BIEDERMANN nicht mit Sicherheit davon überzeugen, »ob es sich hier um den optischen Ausdruck von organischen Querscheiben handelt, welche die ganze Dicke der betreffenden Prismen von Stelle zu Stelle durchsetzen oder nur um ein Strukturverhältnis der organischen Längswände der Prismen.« Die Resultate seiner optischen Untersuchungen »sprechen so weit es sich um die feineren und feinsten Querstreifen handelt, entschieden für die letztere Annahme, obwohl es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß gewisse dickere Querlinien in der Tat organischen Querscheidewänden entsprechen, die längere Segmente der Prismen voneinander trennen« (vgl. S. 14 u. 15).

Selten erscheinen die Querstreifen geradlinig, sondern sie sind meistens etwas gekrümmt, so daß sie in der Längsrichtung der einzelnen Prismen ein System konzentrisch aufeinanderfolgende Kreise darstellen, die sich im Querschliff durch die Schale uns natürlich nur in Gestalt von schwach gekrümmten Bogen zeigen (Fig. 14). Diese Streifen machen schon so den Eindruck, als ob sie den umhüllenden Conchyolinmembranen angehören und nicht im Innern der Prismen in Form von organischen Querscheidewänden liegen. Stellt man bei starker Vergrößerung den Tubus auf den mittleren Teil eines Prismas ein, d. h. auf die Stelle, wo sich in seinem Innern die horizontale und verticale Achse schneiden würden, so sieht man an dieser Stelle die Querlinien sehr undeutlich oder überhaupt nicht, während die

Streifen in der Peripherie des Prismas stets deutlich hervortreten. Diese Beobachtung macht die Ansicht wahrscheinlicher, daß die Querstreifung der Prismen durch eine Struktur, in Form von ringförmigen Verdickungen, in der umhüllenden Membran hervorgerufen wird.

An Querschnitten durch die Schale, die nach Heidenhain gefärbt waren, traten die Streifen der Prismenwände deutlich gefärbt hervor, während die übrigen Teile der die Prismen umgebenden Membranen ungefärbt blieben. Weiter konnte man sich sehr deutlich von den ringförmigen Verdickungen der Prismenhüllen überzeugen, besonders an den Stellen, wo diese im Querschnitt getroffen, knotenartige Verdickungen mit den längs getroffenen Prismenwänden bildeten.

Nach O. Römer entsteht ähnlich wie bei Biedermann die verschiedene Helligkeit der Prismenteile zwischen den einzelnen Streifen dadurch, »daß diese Querlinien durch Aufeinanderfolge von Zonen der Prismensubstanz entstehen, die sich durch verschieden helles Aussehen, d. h. durch etwas verschiedenes Lichtbrechungsvermögen voneinander unterscheiden. Zuweilen liegt zwischen zwei solchen Zonen noch eine feine, gleichsam aus dunklen Körnchen zusammengesetzte Grenzlinie« (vgl. S. 441). Diese »Körnchen« dürften mit den früher von Nathusius v. Königsborn und Gümbel erwähnten Gebilden identisch sein.

An isolierten Prismen kann man gut die feinsten Strukturen erkennen. Die Ränder besitzen größere und weniger tiefe Kerben, die den ringförmigen Verdickungen der umhüllenden Membranen entsprechen (Fig. 15), wie es auch Römer schon beobachtet hat. »Die Umrisse der Prismen sind nicht immer ganz glatt, sondern sie erscheinen wellig, bisweilen auch zackig. Wenn dies nicht eine Wirkung der Kalilauge sein sollte — und ich habe allen Grund künstliche Veränderungen an diesen Objekten zu bestreiten — so darf man hier wohl an die aufeinandergesetzten Scheiben bei *Margaritana* denken und annehmen, daß die welligen Konturen der *Anodonta*-Prismen auf den gleichen Bauverhältnissen beruhen« (vgl. S. 442).

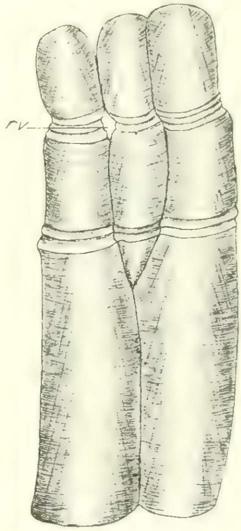


Fig. 15.

Isolierte Prismengruppe, welche deutlich die Einschnürungen zeigt (*rv*), welche durch stärkere ringförmige Verdickungen der Prismenscheidewände hervorgerufen werden. Vergr. 240 : 1.

In Fig. 15 *rv* sehen wir eine Lücke, die vor der Behandlung mit

Kalilauge von Conchyolin erfüllt war, und hier eine der besprochenen Verdickungen mit der vertical verlaufenden Prismenhülle gebildet hatte. Würden die organischen Massen an solchen Stellen quer durch die Prismen hindurch gehen, so könnten Bilder, wie Fig. 15 eins wiedergibt, nicht zustande kommen. Der obere Kopf würde sich vollständig ablösen, was sich jedoch niemals bei diesen häufig anzutreffenden Bildern isolierter Prismen, die nur mit Kalilauge behandelt waren, beobachten ließ. Gehen diese stärkere Conchyolinstreifen nicht durch die Prismen, so kann man wohl außer den oben schon angeführten Gründen annehmen, daß die feineren und feinsten Streifen erst recht nicht die Prismen als Querscheidewände durchziehen. Ein Prisma besteht also in seinem Innern nur aus einer zusammengesetzten Kalkmasse.

Bei Gelegenheit ist schon darauf hingewiesen worden, daß die dickeren Querstreifen ihren Ursprung in dem äußeren die Schale bedeckenden Periostracum nehmen. Sie verlaufen schräg nach unten in das Innere der Schale, und sie werden dabei immer dünner. Für diese Conchyolinstreifen nimmt Biedermann an, »daß sie tatsächlich organischen Querscheiben entsprechen.« Dies ist wohl nur an dem ganz nahe dem äußeren Periostracum, das die Schale überzieht, gelegenen Teile der Fall. An diesem Ende sehen wir junge Prismen als kleine rundliche helle Stellen in dem Conchyolin liegen. Wir können aber hier nicht sagen, daß die durch das Periostracum getrennten Teile zueinandergehörige Stücke ein und desselben Prismas seien, sondern in einer bestimmten Zone hörte die Bildung der Prismen auf, und es erfolgte eine Ablagerung von Conchyolin, in der die darauf folgenden Prismen wieder neu angelegt werden mußten.

An solchen stärkeren Periostracummassen, die in das Innere der Prismenschicht einstreichen, setzt sich oftmals, wenn die Perlmutterschicht erreicht ist, die prismatische Gliederung in das Innere der letzteren fort, hier »eine auskeilende Prismenschicht« bildend, wie es Biedermann bezeichnet hat (Fig. 16 *apr*). Ehe der Übergang in die Perlmutterschicht stattfindet, sehen wir schon nach dem inneren Ende der Prismenschicht eine größere Ablagerung von Conchyolin in Gestalt von kleinen Längssepten. Dann wird die Bildung derselben zahlreicher, je mehr die auskeilende Prismenschicht in die Perlmutterschicht übergeht. Gleichzeitig werden die Septen der einzelnen kleinen Prismen immer kleiner und undeutlicher in kleinen körneligen oder auch klumpigen Ansammlungen von Conchyolin abgelagert, die schließlich, je weiter wir sie nach dem Innern der Perlmutter verfolgen, vollständig verschwinden.

Nathusius von Königsborn und Biedermann haben an Schliffen der Schale von *Meleagrina* festgestellt, daß sich zwischen den Lamellen der Prismen Hohlräume befinden, und zwar beobachtete letzterer, »daß an entkalkten Querschliffen unter Glyzerin beobachtet die Querstreifen als helle Spalten hervortreten, und ein eventueller Zweifel wird dadurch behoben, daß den Spalten entsprechend an zahlreichen Stellen des Präparates eine wirkliche Trennung der Conchyolinhülse in übereinanderliegende ring- oder gürtelförmige Segmente erfolgt ist.« »Es scheint dies darauf hinzuweisen, daß diese ziemlich gleich breiten Streifen schon ursprünglich ganz voneinandergetrennte Gürtel darstellen, deren schmale Zwischenräume sich leicht mit Luft füllen« (vgl. S. 16). Diese Spalten benachbarter Prismenwände stoßen genau aufeinander und »daß es daher auf diese Weise zur Entstehung ganz schmaler ringförmiger Lücken, Spalten, innerhalb der gemeinsamen Zwischensubstanz kommen muß, ist nicht zu bezweifeln« (vgl. S. 17). »Neben den ringsum laufenden Spalten finden sich in den organischen Prismenscheidewänden bei *Meleagrina* an vielen Stellen auch runde lufterfüllte Hohlräume von wechselnder Größe, welche oft sehr dicht beisammen stehen und dann ganze Strecken der Prismen wie punktiert erscheinen lassen.«

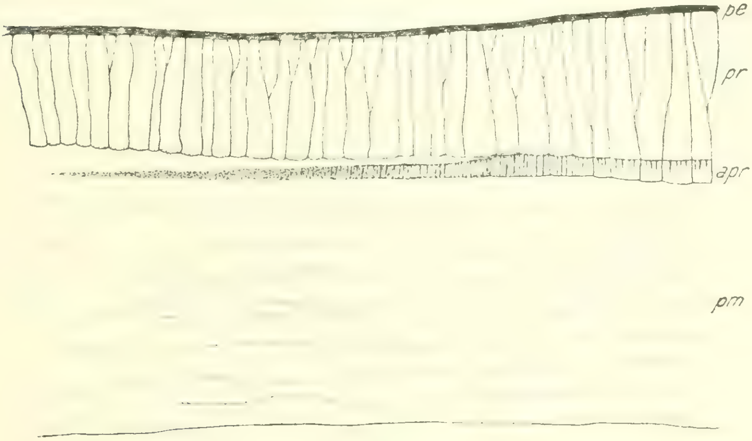


Fig. 16.

Entkalkter Querschliff der Schale mit auskeilender Prismenlage (*apr*). Vergr. 108 : 1.

Solche lufterfüllte Hohlräume, wie eben beschrieben, ließen sich an der Schale von *Anodonta* niemals feststellen. Doch an vielen Stellen von Schliffpräparaten lassen sich Bilder beobachten, die lebhaft an die zuletzt besprochenen von Biedermann gemachten Angaben erinnern. An manchen Prismen bemerkt man, ähnlich wie dieser in Fig. 8 seiner Arbeit es abgebildet hat, kleine rundliche Gebilde von wechselnder Größe und gelblicher Farbe. Zeitweise folgen diese Körperchen den Linien, die durch die Querstreifung der Prismenumhüllung hervorgebracht werden; sie können auch durch zahlreiches Auftreten eine Färbung hervorrufen (Fig. 17 *cok*). Manchmal findet man sie zu zweien oder mehreren verschmolzen. Bei sehr starken Vergrößerungen kann man stellenweise eine schwach angedeutete konzentrische Struktur in ihrem Innern erkennen, die es ebenso wie die vorher schon erwähnte Farbe ausschließt, daß wir es hier mit »lufterfüllten Hohlräumchen« zu tun haben. Bei hoher Einstellung erscheinen sie dunkel, bei tiefer Einstellung hell und bei größeren Exemplaren erscheint der central gelegene Teil lichtbrechend. In ihrem ganzen Äußeren erinnern sie an die früher erwähnten »matt bläulichen, runden Kügelchen« von F. Müller.

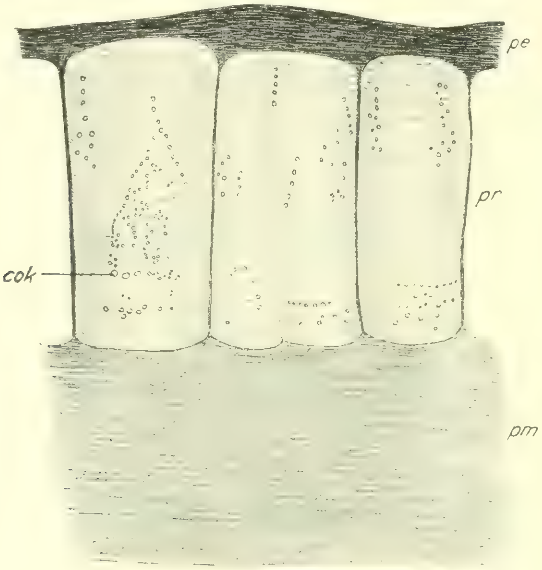


Fig. 17.

Querschliff durch die Schale mit Conchyolinkügelchen (*cok*) an den Prismenscheidewänden. Vergr. 240 : 1.

An den oberen der Schalenaußenfläche zugewandten Teilen mancher Prismen zeigen sich öfters größere Ansammlungen solcher gelber Kügelchen; sie nehmen den ganzen oberen abgerundeten Teil ein und bestehen augenscheinlich aus Conchyolinsubstanz (Fig. 18 *cok*). In ihrer Gesamtheit rufen sie eine gelbe bis braune Färbung hervor. Ferner erkennt man an solchen isolierten Prismen, daß die zerstreut liegenden gelben Kügelchen sich nicht in ihrem Innern, sondern außen auf den Prismenscheidewänden befinden, besonders gilt dies für die Conchyolinkörperchen, die gerade an dem Rande liegen und dort im Profil erscheinen. An entkalkten Schliffen waren diese Gebilde viel seltener zu sehen und zwar, wohl nur aus dem Grunde, weil sie sich nicht genügend von dem übrigen Conchyolin abhoben. Die gelben Kügelchen sind wohl mit den oben erwähnten Hohlräumchen von NATHUSIUS VON KÖNIGSBORN und den Grübchen von v. GÜMBEL identisch, die ja allerdings bei ihnen an den quer durch die Prismen laufenden Membranen zu finden sein sollen. Wahrscheinlich sind diese Gebilde an schräg stehenden Prismenwänden von sich zuspitzenden Prismen von der Aufsicht aus beobachtet worden, oder von v. GÜMBEL bei einem entkalkten Schliff, dessen Prismenhüllen zum Teil umgelegt waren, und sich dem Beschauer dann in der Flächenansicht gezeigt haben. Auch O. RÖMER hat an den Prismenkuppen solche Gebilde gefunden, die er folgendermaßen beschreibt: »Das abgerundete äußere Ende der Prismen ist bisweilen braun gefärbt, was von anhaftendem Conchyolin herrühren dürfte. Dieser gefärbte Teil geht manchmal ganz allmählich in den ungefärbten über, manchmal ist er scharf abgesetzt, zuweilen derart, daß eine kleine braune Scheibe sich durch eine scharfe Einschnürung von der ungefärbten Substanz abhebt« (vgl. S. 442).

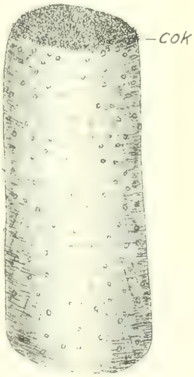


Fig. 18.

Isoliertes Prisma, dem Conchyolinkügelchen (*cok*) an dem der Schalenaußenfläche zugewandten Ende aufliegen. Vergr. 520 : 1.

Außer den eben beschriebenen gelben Conchyolinkügelchen fanden sich an manchen isolierten Prismen, ebenfalls auf der Außenfläche, die Gebilde, die früher als »globules jaunâtres« beschrieben worden sind (Fig. 19 *gl*). Wir finden hier wieder einen centralen Teil, der bei gewisser Einstellung deutlich hervortritt, ferner ließ sich bei hoher Einstellung auch der helle Saum beobachten. Diese Gebilde zeigen sich an den Prismen viel deutlicher, da sie sich von dem hellen Untergrund besser abheben.

Zu erwähnen ist schließlich noch eine längsstreifige Struktur der Prismen, die an Schliffen zurücktritt, aber an isolierten Prismen recht deutlich zu sehen ist (Fig. 13, 15, 18, 19). Diese Längsstreifung verläuft nicht parallel der verticalen Prismenachse, sondern etwas gegen dieselbe geneigt. Diese Struktur dürfte wohl dem Innern der Prismen angehören. Die Bedeutung dieser Längsstreifung werden wir besser erst später nach der Besprechung der Bildungsweise der Prismen verstehen, wonach diese in der Längsrichtung verlaufende Linien als sphärokristallinische Strukturen aufzufassen sind.

Im allgemeinen kann man eine Grenze zwischen Prismen- und Perlmutterschicht an solchen Stellen der Schale unterscheiden, wo die Elemente der Prismenschicht senkrecht auf den Lamellen der Perlmutterschicht stehen (Fig. 14, 16, 17). An andern Stellen jedoch, vor allen Dingen am Schalenrand scheinen die Perlmutterlamellen in die Querstreifen der Prismen überzugehen (Fig. 24 *a*), wie wir schon früher festgestellt haben. Eine Grenze zwischen den beiden Schichten wird, wie man sich an entkalkten Schliffen leicht überzeugen kann (Fig. 16), dadurch hervorgerufen, daß die umhüllenden Membranen der Prismen ziemlich scharf konturiert mit einer sanft nach unten gewölbten Linie aufhören, die manchmal mit kleinen Conchyolinkügelchen besetzt ist, wodurch die Deutlichkeit der Begrenzungslinie erhöht wird. Unter isolierten Schalenteilen fanden sich auch Stücke der Perlmutterschicht, die von der Fläche gesehen die Grenzschicht zwischen den beiden genannten Schalenschichten erkennen ließen. Man sieht hieran deutlich (Fig. 20), daß auch die inneren Enden der Prismen sanft abgerundet sind und in der Perlmutterschicht in entsprechenden Aushöhlungen sitzen. Die breiteren dunkleren Begrenzungen dieser Löcher stellen die dem Beschauer näher gelegenen Perlmutterteile dar, welche sich an den Stellen befinden, wo jedesmal Prismenränder zusammenstoßen.

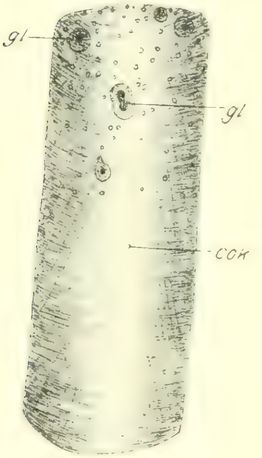


Fig. 19.

Isoliertes Prisma, auf dessen Oberfläche Conchyolinkügelchen (*cok*) und größere, strukturierte Körperchen (*gl*) (globules jaunâtres) liegen. Vergr. 520 : 1.

Nach **Biedermann** sieht man »an manchen Stellen von Querschliffen durch die Schale, welche es gestatten, die Grenzebene zwischen Prismen- und Perlmutterschicht zu überblicken, daß dort die Konturen der Prismen wie mit dunklen Knötchen besetzt erscheinen, welche, wie ein Querschliff lehrt, als optische Querschnitte kurzer stäbchenförmiger Fortsätze anzusehen sind, mittels deren einzelne Prismen sozusagen in der Perlmuttersubstanz wurzeln. Auch bei *Meleagrina* sind derartige, aus organischer Substanz bestehende »Füßchen« der Prismen von Nathusius von Königsborn beschrieben und abgebildet worden. Besonders mächtig entwickelt fand ich sie an Stellen, wo Prismenlagen in der Perlmutterschicht auskeilen« (vgl. S. 23 u. 24).

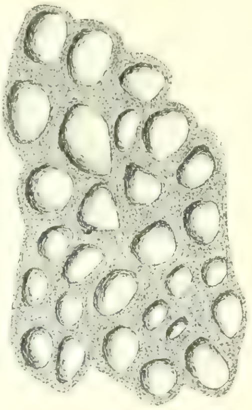


Fig. 20.
Grenzschicht zwischen Prismen- und Perlmutterschicht von der Fläche gesehen. Vergr. 160 : 1.

Ein Querschliff durch die Prismenschicht zeigt uns ihre bekannte polygonale Felderung (Fig. 21). Die einzelnen Prismenquerschnitte erscheinen in verschiedenen Färbungen, gelb bis braun, ferner weiß durch mehrere Schattierungen bis zu vollständigem Schwarz. Nach Rose sind diese schwarzen Prismen hohl und mit Luft gefüllt, während nach Villepoix die dunkle Färbung der Prismen durch Ablagerung von Pigment zwischen je zwei Querstreifen hervorgerufen werden soll. Nach Biedermann läßt sich endlich zeigen, »daß an den kleinen grauen bis schwarzen Prismen der äußeren Schalenlage von *Anodonta*, unmittelbar unter der Cuticula, die Pigmentierung teils der Kalkmasse der Prismen, teils aber auch der organischen Zwischensubstanz zukommt. Man findet nämlich auch nach Entfernung des Kalkes die gleichen Verschiedenheiten der Helligkeit der Prismen erhalten, allerdings aber in wesentlich geringerer Schärfe ausgeprägt. Es ist dies zugleich ein weiterer und ganz schlagender Beweis, daß die »black cells« (von Rose), wenigstens in dem eben erwähnten

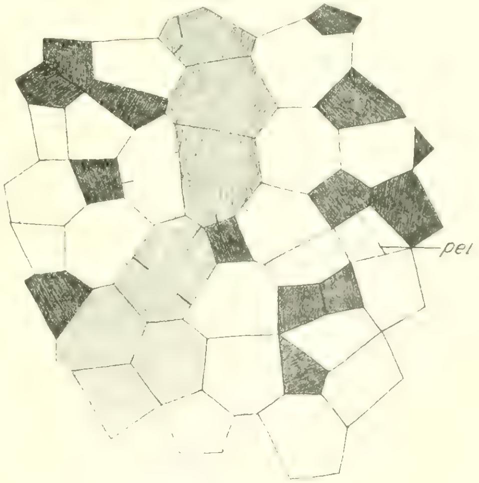


Fig. 21.
Querschliff durch die Prismenschicht, welche verschieden helle (auch gefärbte) Prismenquerschnitte zeigt. Vergr. 368 : 1.

Falle, nicht durch lufthaltige Räume erzeugt werden. Ähnlich wird es sich wohl auch bei den in verschiedenen Nuancen gelblich bis braun gefärbten Prismen verhalten, welche sich allenthalben bei *Anodonta* finden. Sehr häufig erscheint hier die Schale bei jüngeren Exemplaren schön flaschengrün gefärbt. Nach Entkalkung findet man in jedem solchen Falle nicht nur den äußersten Überzug der Schale (das Periostracum), sondern auch die Scheidewände der Prismen in gleicher Weise schön gefärbt, so daß die Gesamtfärbung hier sicher nicht auf eine Pigmentierung der Prismen selbst, sondern lediglich auf eine solche der Zwischensubstanz zu beziehen ist« (vgl. S. 19). Diese Ansicht BIEDERMANNS läßt sich nur teilweise bestätigen, da nur ein geringer Teil der Prismen in derselben Farbe erscheint, welche ihre umhüllende Conchyolinmembran besitzt. Wie MOYNIER DE VILLEPOIX beschreibt, läßt sich beobachten, daß die Färbung von Prismen vielfach auch auf Pigment beruht, das im Innern der Prismen eingelagert ist (Fig. 22). O. RÖMER bezweifelt das Vorhandensein von solchem in der Kalkmasse der Prismen. »Zuweilen liegt zwischen zwei Zonen noch eine feine, gleichsam aus dunklen Körnchen zusammengesetzte Grenzlinie. Daß diese nicht, wie es von VILLEPOIX angenommen wurde, von eingelagerten Pigmentkörnchen herrührt«, ergibt sich für RÖMER daraus, »daß da, wo die feinen Längs- und Querlinien (von RÖMERS Alveolarstruktur der Prismen herrührend) sich schneiden bzw. verbunden sind, sehr oft dunkle Punkte hervortreten, die also als Knotenpunkte der Maschen erscheinen, und diese sind offenbar das, was VILLEPOIX für Pigmentkörnchenreihen gehalten hat« (vgl. S. 441 u. 442). Dieser Erklärung kann man kaum beistimmen, da die Pigmentschichten von isolierten Prismen schon bei schwacher Vergrößerung deutlich zu sehen sind, während RÖMER seine Beobachtungen mit den stärksten uns zur Verfügung stehenden Systemen gemacht hat. Daß dieser auch Pigment in den Prismen gesehen hat, ohne weiter darauf zu achten, läßt sich seiner Beschreibung auf S. 442 entnehmen: »Der gefärbte Teil der Prismen geht manchmal ganz allmählich in den ungefärbten über, manchmal ist er scharf abgesetzt, zuweilen derart, daß eine kleine braune Scheibe sich durch eine scharfe Einschnürung von der ungefärbten Substanz abhebt.«

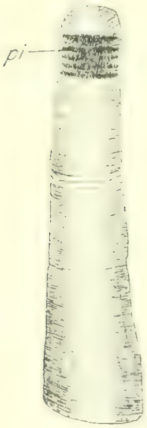


Fig. 22.

Isoliertes Prisma, das in seinem Innern Pigment enthält (*pi*). Vergr. 160 : 1.

Diese »braune Scheibe« kann man sich wohl kaum vorstellen, ohne daß sie das betreffende Prisma durchsetzt.

Das Pigment liegt in Form von kleinen dunkelgelb bis schwarzbraunen Körnchen in der Kalkmasse der Prismen (Fig. 22 *pi*). Es liegt meistens nicht zerstreut, sondern in Reihen bzw. Schichten, die der Querstreifung der Prismen parallel laufen, und gewöhnlich in dem der Schalenoberfläche zugewandten Teil derselben. Daß sich solches Pigment im Innern der Prismen befindet, beweist folgender Umstand. Wie wir aus Fig. 22 ersehen, reicht das Pigment fast niemals vollständig bis zum Prismenrand; es findet sich daher dort ein heller Raum. Befände sich das Pigment auf der Außenfläche der Prismen, wie die früher erwähnten Conchyolinkügelchen, so müßte man auch Bilder erhalten, bei denen das Pigment nur die eine Seite bedeckte, während die andre vollständig pigmentfrei wäre. Ein solches Verhalten war aber niemals zu beobachten, sondern stets befindet sich das Pigment in einem gewissen Abstand von dem Prismenrand, woraus sich sein Vorhandensein central im Innern der betreffenden Prismen gelegen ergibt.

Eine weitere Ursache, welche Färbungen von Prismen hervorruft, beruht auf den oben erwähnten gelbbraunen Conchyolinkügelchen, die sich auf der Außenseite mancher Prismenkuppen anhäufen.

Diese beiden, vorzüglich in den der Schalenoberfläche zugewandten Teilen der Prismen sich befindlichen Färbungen, bringen es auch mit sich, daß man an Flächenschliffen durch tiefer gelegene Regionen der Prismenschicht weniger farbige Prismenquerschnitte antrifft als an Schliffen, die näher dem Periostracum zu hergestellt sind.

Das graue bis schwarze Aussehen mancher Prismen, im Querschliff gesehen, hat seine Ursache in der verschiedenen Art und Weise, wie das Licht beim Durchgang durch den Schliff reflektiert wird, wie dies Bütschli einmal kurz angedeutet hat. Eine solche Lichtreflektion findet an den schräg stehenden Wänden der nach unten spitz zulaufenden Prismen statt, wodurch die dunklen Prismenquerschnitte hervorgerufen werden.

Die Ansicht von Rose, daß die schwarzen Prismen hohl und mit Luft gefüllt sind, ist außer dem von Biedermann angegebenen Grunde, auch deswegen nicht zu halten, weil man bei gewisser Beleuchtung die Dunkelheit zum Verschwinden bringen kann. Ferner ergeben die genannten Prismen bei Beobachtung im polarisierten Licht mit gekreuzten Nikols, wie alle andern Polygone, denselben Charakter der Doppelbrechung, ein weiterer Beweis, daß in ihrem Innern Kalkspat vorhanden ist.

Die Dunkelheit der Prismenquerschnitte ist auf folgende Ursachen zurückzuführen. Erstens werden, und dies wohl in geringerem Maße, die schräg nach unten laufenden Conchyolinhüllen der sich zuspitzenden Prismen vermöge ihrer geringeren Durchsichtigkeit als der Kalk, die Ansicht von oben verdunkeln. Zweitens wird zum größten Teil an den Wänden der genannten Prismen das Licht reflektiert. Daß die dunklen Polygone in Querschliffen von den spitz zulaufenden Prismen herrühren, beweisen die zwei folgenden Tatsachen. An entkalkten Prismenquerschliffen bemerkt man, wie auch schon Biedermann festgestellt hat, daß auch jetzt noch manche Polygone etwas dunkler erscheinen als die umgebenden, und zwar hier aber in weit geringerem Maße wie bei unentkalkten Schliffen. Doch dürfte hierbei die Dunkelheit, nicht wie Biedermann annimmt, auf die Farbe der umhüllenden organischen Membranen zurückzuführen sein, sondern darauf, daß durch die schiefstehenden Conchyolinhüllen nicht soviel Licht dringt, wie bei den geraden Prismen, bei denen die Lichtstrahlen parallel ihren Wänden hindurchgehen. Stellt man auf ein solches dunkleres Polygon eines entkalkten Schliffes ein und geht man mit dem Tubus allmählich tiefer, so bemerkt man im Innern des Polygons eine drei- bis mehrstrahlige Figur, je nachdem das spitz endigende Prisma Seiten hat. Die einzelnen Strahlen entsprechen den Kanten der zusammenstoßenden Prismenwände in der horizontalen Projektion gesehen.

Legt man einen Flächenschliff durch die Schale nahe deren Oberfläche, dicht unter das Periostracum, so sieht man die schwarz aussehenden Polygone im Gesichtsfeld in einer gewissen Anzahl und Größe. Auf einem Schliff durch dieselbe Wachstumszone, d. h. aus der Region desselben Anwachsstreifens, aber tiefer näher der Perlmutterschicht durch die Prismenlage gelegt, sieht man bei derselben Vergrößerung eine viel geringere Anzahl schwarzer Polygone, die auch den vorigen gegenüber an Größe eingebüßt haben. Diese Beobachtung erklärt sich aus der früher erwähnten Tatsache, daß die Prismen im allgemeinen nach der Perlmutterschicht zu an Dicke zunehmen und daß gleichzeitig die pyramidenförmigen mit der Spitze nach dieser Seite gerichteten Prismen in derselben Richtung an Größe abnehmen und mehr oder weniger tief in der Prismenschicht endigen. Diese pyramidenförmigen Prismen werden bei dem tiefer gelegten Schliff entweder gar nicht mehr getroffen, da sie nicht so tief in die Prismenschicht hineinreichen, oder es wird nur noch der am weitesten nach der Perlmutterschicht zu reichende spitze Teil der Prismen angeschliffen, der natürlich einen viel kleineren Umfang besitzt als die Stellen, welche der Schalenoberfläche näher gelegen sind. Diese Beobachtungen zeigen ebenfalls, daß die im Querschliff dunkel aussehenden Polygone den Querschnitten der spitz zulaufenden Prismen entsprechen.

Öfters kann man beobachten, daß die schwarzen Polygone an ihrem Rande dunkler erscheinen als in der Mitte. Dies wird wohl dadurch hervorgerufen, daß durch die Seitenwände kein Licht gelangt, während durch die Spitze noch einige in dem Prisma central gelegene Strahlen gehen können.

Bei abgeblendetem Licht kann man die dunklen Prismen hell erscheinen lassen, dadurch daß das von oben seitlich auf den Objekttisch fallende Licht von den schiefstehenden Pyramidenwänden jetzt nach dem Auge durch den Tubus reflektiert wird. Ferner erscheinen die dunklen Prismen heller als die Umgebung, wenn wir einen Schliff umdrehen, also nicht von der Außenseite, sondern von der Innenseite betrachten, so daß der spitz zulaufende Teil dem Beobachter zugewandt ist. Bei dieser Betrachtung wird das von dem Mikroskopspiegel kommende Licht ebenfalls von den schief stehenden Prismenwänden reflektiert, aber in diesem Falle nach dem Innern des Prismas, das dadurch hell erscheint, während die angrenzenden Prismenquerschnitte jetzt dunkel aussehen. An den Rändern dieser letzteren ist die Dunkelheit am stärksten, da an den dort befindlichen Wänden, die gleichzeitig die Umgrenzung des jetzt hell aussehenden Prismas bilden, das Licht in dasselbe hinein reflektiert wurde. Wir können nun in dieser Ansicht die dunkel aussehenden Prismen als Pyramiden auffassen, die nur zum Teil dunkel erscheinen, da ja auch nur die Partie der Prismenwände, welche dem jetzt heller erscheinenden Querschnitt zu liegt, schräg verläuft. Auch von dieser Seite betrachtet, sehen wir viele Nüancen von weiß bis schwarz, nur daß man jedes Prisma in dem gerade entgegengesetzten Farbenton sieht, als sie von der Schalenoberseite betrachtet, besitzen. Die Abstufungen der verschiedenen Helle und Dunkelheit werden wohl dadurch hervorgerufen, daß die Licht reflektierenden Prismenwände mehr oder weniger geneigt gegen die Horizontale des Schliffes stehen. Hierdurch ist auch, wie schon oben angedeutet, die Möglichkeit gegeben, daß ein Prisma, dessen Wände oder nur ein Teil derselben etwas geneigt sind gegen die Richtung der von unten senkrecht einfallenden Lichtstrahlen, einen dunkleren Eindruck machen kann. Vor allen Dingen aber steht fest, daß die Pyramidenformen der Prismenschicht das Hauptkontingent der dunkel erscheinenden Polygone im Querschliff durch die Prismenlage stellen. Die besonders am Schalenrande in sehr großer Zahl auftretenden schwarzen Prismen rühren wohl daher, daß gerade hier, wo durch die aufgelagerten Perlmutterlamellen nach der Innenseite der Schale zu ein schnelles einseitiges Dickenwachstum eintritt, sehr schwer Schliffe herzustellen sind, die genau senkrecht zu den verticalen Prismenachsengeführt sind. Um das Gesagte nochmals zusammenzufassen, kann man sagen, daß die verschiedenen Färbungen der Prismen durch die vier folgenden Ursachen bedingt werden, 1) durch Lichtreflektion, 2) durch eingelagertes Pigment, 3) durch Conchyolinkügelchen, welche an der Außenseite der Prismen sitzen, 4) durch die umhüllende Conchyolinmembran.

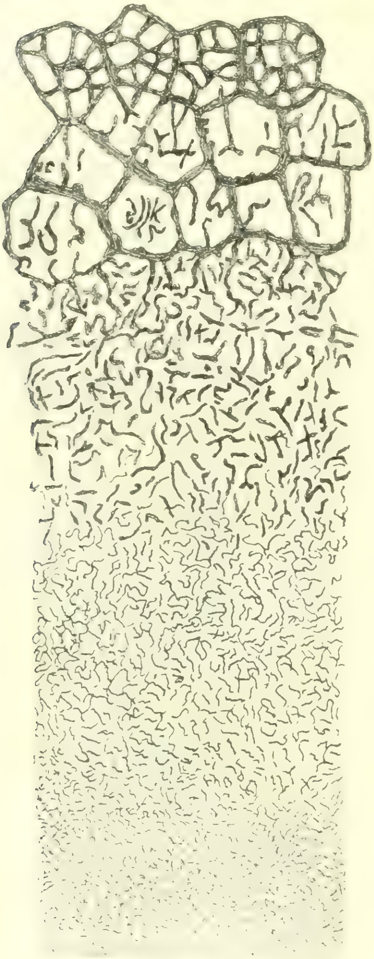


Fig. 23.
Flächenansicht einer auskeilenden Prismenlage.
Vergr. 204 : 1.

An Totalpräparaten von Schalenrändern, die eine solche Dünne haben, daß sie einer direkten Beobachtung zugänglich sind, kann man nach Biedermann folgendes beobachten. »Man bemerkt bei Betrachtung des Schalenrandes von innen her in sehr vielen, man kann sagen vielleicht in der Mehrzahl der Fälle, dicht unter den jüngsten Perlmutterschichten ein System dunkler, mäandrischer Linien von ziemlicher Breite und dunkler Färbung. So ohne weiteres ist es nicht ganz leicht, sich über die wirkliche Lage derselben zu orientieren, und man könnte sie bei Anwendung schwächerer Systeme ebenso gut über wie unter der dünnen und durchsichtigen Perlmutterlage befindlich ansehen. Bei stärkerer Vergrößerung freilich überzeugt man sich sofort, daß es sich im gegebenen Falle um eine besondere Struktur der Prismenschicht handelt.« »Man sieht, wie sich das gewöhnliche Bild der Prismenquerschnitte vom Rande her nach innen in höchst charakteristischer Weise verändert (Fig. 23). Es handelt sich dabei vor allem darum, daß die Kalkmasse der Prismen in immer reichlicherem Maße von organischer Substanz durchsetzt wird. Zunächst entwickeln sich nur von einer oder wenigen Stellen der Peripherie dünne Septen, oder es bildet sich ein organischer Achsenstrang. Indem weiterhin derartige Bildungen reichlicher auftreten, verlieren die Prismen schließlich vollständig ihren einheitlichen individuellen Charakter und erscheinen aufgelöst in ein System gefalteter Kalklamellen, deren Querschnitt ein Bild liefert, welches im kleinen lebhaft an die gefaltete Oberfläche des Großhirns erinnert, wobei die Furchen der organischen Zwischensubstanz, die Windungen aber der Kalkmasse entsprechen« (vgl. S. 22 u. 23). Der Beschreibung dieser Strukturen an und für sich ist kaum etwas hinzuzufügen. Doch der Erklärung, daß es sich um eine besondere Struktur der Prismenschicht handle, deren Kalkmasse immer mehr mit organischer Substanz durchsetzt wird, kann man nicht beistimmen. Wie oben schon klar gelegt wurde, besitzen die Prismen in ihrem Innern, außer Pigment, keine organische Substanz. Es handelt sich hierbei nur, wie Biedermann später auch bemerkt, um auskeilende Prismenschichten von der Fläche gesehen, wie wir solche in (Fig. 16 *apr*) im Querschnitte beschrieben haben.

Die Perlmutterschicht.

Der äußerste Rand der Schale wird vom Periostracum gebildet, dem von innen her die Prismen angelagert sind. Diese beiden Schichten bilden in einer schmalen Zone allein den Schalenrand (Fig. 24). In einiger Entfernung, die je nach dem Alter der Tiere etwa 0,5—3 mm beträgt, werden dann der Prismenschicht die Perlmutterlamellen angefügt. An einem Querschliff durch eine ganze Schalenhälfte läßt sich erkennen, daß die Dicke der Perlmutterschicht von dem Rücken nach dem Schalenrande immer mehr abnimmt, um kurz vor seinem freien Ende ganz aufzuhören. Die beiden Figuren 24 und 24*a* stellen die beiden äußersten Enden eines solchen Querschliffes dar; sie zeigen uns die Stärkeverhältnisse der einzelnen Schalenschichten an verschiedenen Regionen. Weiter erkennt man, daß die Perlmutterschicht da am dicksten ist, wo die Prismenlage ihre geringste Stärke im Querschliff zeigt (Fig. 24*a*). In dieser gegen den Wirbel zu gelegenen Partie wurden die Prismen von dem Mantelrand des Tieres gebildet, als es sich in noch jugendlichen Stadien befand, während die Perlmutterschicht dieser Gegend stets durch Anlagerung von neuem Material auch in älteren Stadien verdickt wird. Die Stärke des Periostracums verhält sich ebenfalls wie die der Prismen, sodaß wir nach dem Umbo hin eine viel dünnere organische Schicht vorfinden als am Schalenrande. Hieraus erklärt sich auch die leichtere Zerstörbarkeit des Periostracums in der Wirbelgegend, so daß wir sehr selten ältere Schalen finden, die dort ihren ursprünglichen organischen Überzug noch besitzen.

Die Perlmutterschicht ist in ihrem äußeren Aussehen und in ihrem Bau sehr verschieden von der Prismenschicht. In einem Querschliff erkennt man eine feine lamelläre Schichtung, die der inneren Schalenfläche parallel läuft. Diese Lamellen gehen allmählich in die Querstreifung der Prismen über, was besonders gut am Schalenrande zu beobachten ist (Fig. 24). Die Perlmutterschicht besitzt zarte Conchyolinmembranen, die der lamellären Struktur entsprechen. Zum Unterschied aller übrigen organischen Bestandteile der Schale färben sich die äußerst feinen Häute der Perlmutterschicht mit Hämatoxylin blau. Zwischen den Lamellen findet sich Kalk eingelagert, der sich nach Moynier de Villepoix dort amorph vorfinden soll, während andre Autoren, wie G. Rose, annehmen, daß er kristallinisch ist. Außer dieser lamellären Anordnung bemerkt man an Querschliffen eine zweite Streifung, die allerdings nicht ganz so deutlich hervortritt und die in einem Winkel von etwa 45° gegen die erste Streifung verläuft. Wenn eine der Schaleninnenfläche parallele Lamelle den einen Schenkel des Winkels bildet, so liegt der andre dem Wirbel der Schale zugeneigt, so daß die zweite Streifung von der Außenseite der Schale schräg nach

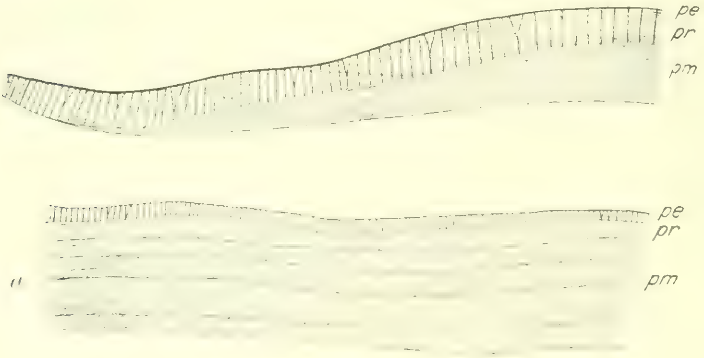


Fig. 24.

Die beiden äußersten Enden ein und desselben Querschliffs durch eine Schalenhälfte, welche die ungleiche Stärke der einzelnen Schalenschichten in den verschiedenen Wachstumsregionen zeigt. Vergr. 26 : 1.

der Innenfläche der Perlmutter zu verläuft (Fig. 14). Diese Struktur ist schon von NATHUSIUS VON KÖNIGSBORN und später noch von andern Autoren gesehen worden, während sie BIEDERMANN merkwürdigerweise gerade bei *Anodonta* nicht feststellen konnte.

An manchen Stellen von Querschliffen reichen Periostracumschichten mit ansetzenden Prismenlagen bis in die Perlmutterlamellen hinein; wir haben diese als »auskeilende Prismenschichten« kennen gelernt. Ferner finden sich parallel zur Innenfläche der Schale zwischen Perlmutterlamellen die von TULLBERG benannten »braunen Schichten«, die aus Periostracumsubstanz bestehen. Diese kann man auf weite Strecken von dem Ligament bis zum Schalenrand hin verfolgen (Fig. 42, 64). Nach diesem Befund spricht schon TULLBERG den Gedanken aus, daß die Manteloberfläche imstande ist, verschiedene Schalenschichten zu bilden.

Die Ansicht eines Perlmutterquerschliffes beschreibt EHRENBAUM folgendermaßen (S. 11): »Man bemerkt hier regelmäßig als Ausdruck einer lamellären Schichtung Systeme von äußerst zahlreichen, fast ganz gerade und parallel miteinander verlaufenden Linien, die bei ihren geringen Abständen voneinander oft eine solche Feinheit zeigen, daß sie jeder Wiedergabe durch die Zeichnung zu spotten scheinen.« Stellenweise sind diese Linien durch Querwände unterbrochen, die dem Ganzen »ein auffälliges backsteinähnliches Aussehen verleihen«. Dieses letzterwähnte Strukturverhältnis soll mit einer durchgehenden prismatischen Gliederung der Perlmutterschicht im engsten Zusammenhang stehen.

Ein »backsteinähnliches Aussehen«, wie es EHRENBAUM bei *Mytilus* und RÖMER bei *Margaritana* feststellte, ließ sich auf meinen Schliffen durch die Perlmutterschicht von *Anodonta* nicht zur Anschauung bringen, ebensowenig wie die »linsenförmigen Hohlräumchen« die teilweise noch durch feine Kanälchen verbunden sind, wie es RÖMER auf Taf. XXX, Fig. 11 und 12, abgebildet hat. Eine prismatische Gliederung der Perlmutterschicht, wie sie EHRENBAUM annimmt, kann bei *Anodonta* nicht zugegeben werden, aus Gründen, die wir später noch anzuführen haben.

TULLBERG führt die gegen die Lamellen schief gerichteten Streifen der Perlmutterschicht auf »äußerst feine Kanäle zurück, die auf trockenen Präparaten mit Luft gefüllt sind und dann bei durchfallendem Licht als dunkle gegen die Schicht winkelrechte Linien erscheinen« (vgl. S. 18).

Zu bemerken ist hier noch, daß auf entkalkten Schnitten von der schrägen Streifung der Perlmutterschicht nichts mehr zu sehen ist, so daß diese Struktur nicht von der Anordnung organischer Bestandteile, sondern wohl nur von der des eingelagerten kohlensauren Kalkes abhängen kann. Die Perlmutterschicht ist also aus zahlreichen feinsten Conchyolinlamellen mit Kalkeinlagerungen zusammengesetzt, die regelmäßig alternieren, und deren Zahl ständig mit dem Alter der einzelnen Tiere wächst.

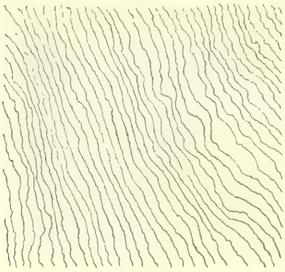


Fig. 25.
Perlmutterflächenschliff. Vergr. 204:1.

In einem Flächenschliff durch die Perlmutterschicht bemerkt man ein System feiner wellig gebogener Linien, die einander parallel gerichtet sind (Fig. 25), teils gerade Strecken, teils in sich zurücklaufende Kurven bilden. Nach Biedermann kommt ein solches charakteristisches Bild eines Perlmutterflächenschliffes auf folgende Weise zustande. Jede der vielen parallel zueinander verlaufenden Lamellen der Perlmutterschicht wird »eben und ungefaltet abgelagert, und zwar entgegen der Behauptung Ehrenbaums als kontinuierliche Schichten«. Die Lamellen der Perlmuttersubstanz überziehen nun »nicht eine ebene sondern eine gekrümmte Fläche. Dazu kommt noch, daß vom Schloßrande, als dem ältesten Schalenteil der Muschel, ausgehend, jede folgende neu gebildete Lamelle merklich über die nächst vorhergehende übergreift. Dementsprechend ist die Perlmutterschicht in der Wirbelhöhlung der Schale am dicksten, am Schalenrand am dünnsten. Das Übergreifen der Lamellen bezwecks ganzer Lamellensysteme erfolgt nun, wie man sich leicht durch Betrachtung der Perlmutterlage nach Abschleifen der Prismenschicht überzeugen kann, keineswegs in einer dem Schalenrande genau parallelen Linie, sondern es verläuft der Rand der Lamellen vielfach unregelmäßig geschwungen oder gezackt. Es ist klar, daß unter diesen Umständen jeder Flächenschliff durch die Perlmuttersubstanz ein System konzentrischer, untereinander paralleler Linien wird darbieten müssen, welche am Rand des Schliffes besonders dicht stehen und teils den natürlichen Rändern entsprechen« (vgl. S. 24). Dieser Auffassung Biedermanns kann man sich kaum anschließen, da, wie es schon oben beschrieben worden ist, am Schalenrand die Lamellen der Perlmutterschicht allmählich in die Querstreifung der Prismen übergehen (Fig. 24). Nach dieser Ansicht kann es keine »natürlichen Ränder« der Perlmutterschicht geben, was auch nur durch eine scharf begrenzte Epithelzone, die ausschließlich Perlmuttersubstanz produziert, bedingt sein müßte. Eine solche mit bestimmten Grenzen ist aber nicht vorhanden. Die scheinbaren Ränder der Perlmuttersubstanz, die man nach Abschleifen der Prismenschicht beobachten kann, werden nur durch unsre unvollkommenen Schleifmethoden hervorgerufen. Auch die Erklärung, daß das charakteristische Bild eines Perlmutterflächenschliffes dadurch bedingt wird, daß die Lamellen eine gekrümmte Fläche überziehen, kann aus folgenden Erwägungen nicht in Betracht kommen. Bei einem Flächenschliff, den wir betrachten, greifen wir nur ein sehr kleines Stückchen der Perlmutterschicht heraus, für das der Verlauf der Lamellen und erst recht bei der starken Vergrößerung, wodurch wir eine noch viel kleinere Partie beobachten, als ebene Fläche angenommen werden muß. Unsre Schleifmethoden sind jedoch im Verhältnis zu den sehr dünnen Schichten der Perlmutter so unvollkommen, daß wir nicht imstande sind, den Flächenschliff absolut parallel zu den äußerst feinen Lamellen zu führen, eine Ansicht, die sich der von Römer geäußerten, nähert. Hieraus erklärt sich auch leicht ein Bild mit konzentrisch ineinander laufenden Linien, wie es List auf Taf. VI, Fig. 4, wiedergegeben hat.

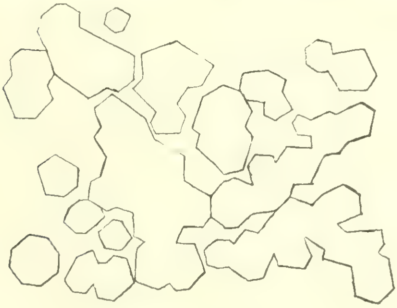


Fig. 26.

Polygonale Felderung auf der Innenseite der Perlmutterschicht. Vergr. 1000 : 1.

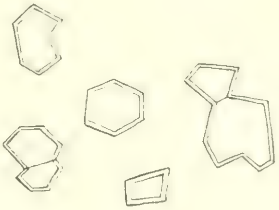


Fig. 27.

Isolierte Polygone der Perlmutterschicht. Vergr. 1000 : 1.

Ein solcher Schliff ist annähernd parallel zu den Lamellen gelegt, von denen jede nach allen Richtungen ungefähr in derselben Höhe getroffen ist.

Betrachtet man die Innenfläche der Perlmutterschicht, nachdem man von der Außenseite soviel weggeschliffen hat, um ein dünnes, durchsichtiges Stück zu erhalten, so bemerkt man die schon öfters beschriebene polyedrische Struktur (Fig. 26). Behandelt man dünne Perlmutterblättchen mit Kalilauge, so erhält man kleine, einzelne, teils auch noch zusammenhängende Polygone von unregelmäßiger Gestalt (Fig. 27). Am Rande derselben findet sich bei gewisser Einstellung ein heller Saum. Diese beiden Strukturen sind offenbar dieselben Gebilde, die wahrscheinlich den von Rose auf der Innenseite der Perlmutterschicht gefundenen regelmäßigen Sechsecke bei *Pinna* entsprechen. Er bringt diese Gebilde mit dem Querschnitt von Aragonitkristallen in Verbindung. Nach Camillo Schneider weist die polygonale Felderung der Perlmutterschicht »auf die Entstehung der einzelnen Territorien von je einer Zelle hin« (vgl. S. 544) eine Behauptung, deren Beweis aber bis jetzt noch nicht erbracht ist. Biedermann hat dieselbe Ansicht, daß nämlich die polyedrische Struktur der Ausdruck eines flächenhaft ausgebreiteten Epithels ist, mit der die Perlmuttersubstanz während ihrer Bildung »in so engen und unmittelbarem Zusammenhang stand, daß jede einzelne Zelle in der fertigen, mit Kalk imprägnierten Lamelle einen nach Form und Größe genau entsprechenden Eindruck hinterläßt« (vgl. S. 25). Ehrenbaum glaubt in der polyedrischen Struktur die Querschnitte der prismatischen Gliederung der Perlmutterschicht zu sehen. Doch steht der ziemlich große Durchmesser der polyedrischen Felderung der Perlmutterlage, bei einer gewissen Vergrößerung betrachtet, in einem allzugroßen Mißverhältnis zu der Größe der im Querschliff zu bemerkenden schrägen Streifung, die man mit den stärksten Vergrößerungen kaum in ihre einzelnen Bestandteile aufzulösen vermag, so daß die beiden Strukturen auch nicht im entferntesten in Zusammenhang gebracht werden können.

Von Schalen, die längere Zeit trocken gelegen haben, läßt sich von der Innenseite vielfach eine organische, dünne Membran loslösen, auf der man noch einige andre Strukturen beobachten kann. Manchmal bemerkt man ein Bild, das das Aussehen eines zusammenhängenden Zellkomplexes hat mit stark hervortretendem Kern. Tatsächlich stellten sich solche Gebilde als Teilstücke des Mantelepithels heraus, die beim Loslösen des Mantels an der Schale haften geblieben waren, woraus sich offenbar, und wahrscheinlich bei der Bildung der organischen Bestandteile der Perlmutterschicht, ein zeitweiser festerer Zusammenhang des Mantelepithels mit der größeren inneren Schalenfläche ergibt. Dieselben Bilder ließen sich künstlich auf folgende Weise erzielen. Ein erwärmter Objektträger wurde auf das abgetrocknete Mantelepithel gedrückt und dann plötzlich weggerissen. Die auf dem Glas hängengebliebenen Teile des Epithels ergaben nach dem Färben dieselben Bilder, die sich auf der Membran vorgefunden hatten. Auf andern Teilen einer von dem Innern der Schale losgelösten Membran fanden sich Zeichnungen, die kaum anders als die Abdrücke der Zellenoberflächen der Mantelepithelzellen zu deuten sind (Fig. 28). Die einzelnen Zellenabdrücke waren deutlich gegeneinander durch helle breite Linien abgegrenzt. Auf der Oberfläche befanden sich in je einer Zelle entsprechendem Teilstück helle größere Stellen, welche fast den Eindruck von Poren machten.

Bei einem Vergleich zwischen den Fig. 26 und 28, die bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind, erscheint die oben erwähnte Ansicht BIEDERMANNS, daß die polyedrische Struktur der Innenfläche der Perlmutterschicht der Abdruck der darunter liegenden Epithelzellen ist wegen der verschiedenen Größen und den ungleichen Umrißformen wenig wahrscheinlich.

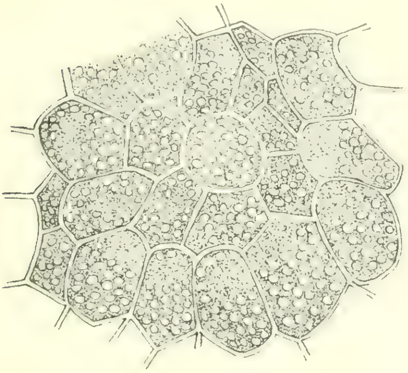


Fig. 28.

Oberflächenabdrücke von Mantelepithelzellen auf einer organischen Membran der Perlmutterschicht. Vergr. 1000 : 1.

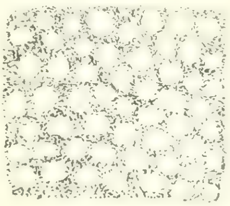


Fig. 29.

Wabenförmige Anordnung kleiner Kalkkörnchen auf einer organischen Perlmutterlamelle. Vergr. 255 : 1.

Weiter fanden sich auf der organischen Membran eine wabenförmige Anordnung kleiner Körnchen, (Fig. 29) die sich nach Behandlung mit salzsaurem Alkohol auflösten und somit aus kohlensaurem Kalk bestehen dürften. Zuletzt seien die allerdings nur spärlich anzutreffenden, einzelnen Kalkkristalle von verschiedenen Formen erwähnt. Die einen bildeten einen vielstrahligen Stern mit einer größeren Anzahl dünnerer Strahlen (Fig. 30), die andern besaßen wenigere, aber kräftigere Kalknadeln (Fig. 30*a*). Diese Kalkgebilde sind wohl als Reservestoffe anzusprechen, als ein Produkt größerer Kalkabsonderung, wie gerade zur Bildung der betreffenden Perlmutterlamelle notwendig war.

Auf der Innenseite der Perlmutterschicht bemerkt man, vorzüglich bei älteren Tieren, häufig gelbe Flecken verschiedener Gestalt, die von Hessling zuerst beschrieben und als »Ölflecken« bezeichnet wurden. Öfters trifft man sie in rundlichen Formen an. In ihrem Mittelpunkte läßt sich vielfach noch ein dunklerer, bis schwarzbrauner Teil erkennen. Gerade an dieser Stelle sieht man von der Schalenaußenfläche, daß die Schale nach Verlust des schützenden Periostracums bis auf ein Minimum an Dicke von dem Wasser zerstört ist.

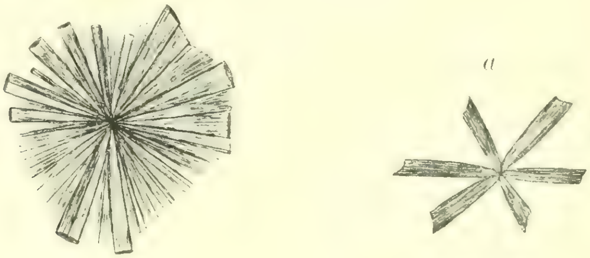


Fig. 30. Fig. 30 *a*.

Kalkkristalle, die sich auf organischen Perlmutterlamellen vorfinden. Vergr. 460 : 1.

Auf einem Querschliff (Fig. 31) überzeugt man sich, daß dieser »Ölflecken« durch eine Ablagerung von Periostracumsubstanz (*rpe*) hervorgerufen wird. Die Dicke desselben kann die der äußeren die Schale bedeckende Membran bei weitem übertreffen und dient dazu, der weiteren Auflösung der Kalkbestandteile der Schale Einhalt zu tun. An dieser Conchyolinlamelle, die hier vollständig getrennt vom Mantelrand ist und durch die ihm unten anliegenden Mantelzellen gebildet wird, sieht man im Querschnitt deutliche Anfänge von Prismenbildungen bis zu ausgebildeten Stadien (*rpr*). Auch diese können, nachdem die Periostracumsubstanz abgelagert ist, ebenfalls nur von den darunterliegenden Mantelzellen gebildet worden sein. Die Entwicklung der Prismen können wir besser in der Flächenansicht an Totalpräparaten beobachten. Es lassen sich hier alle Stadien verfolgen, die wir

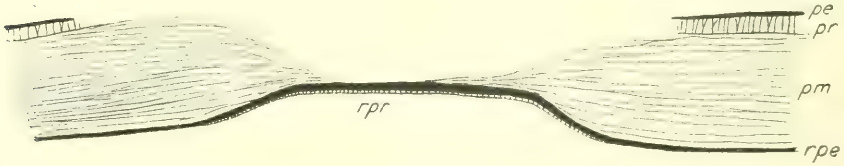


Fig. 31.

Querschliff durch einen Ölflecken, der aus einer Periostracumschicht (*rpe*) mit anliegender Prismenschicht (*rpr*) besteht. Vergr. 26 : 1.

früher bei der Prismenbildung am Schalenrand beschrieben haben. Die ältesten Stadien finden wir vielfach an dem Mittelpunkte des »Ölfleckens«, während sich nach den Rändern zu jüngere Prismenanlagen finden. Als solche heben sie sich auch hier wieder stärker lichtbrechend als rundliche Gebilde ab, an denen man bald die bekannte konzentrische radiäre Struktur wahrnimmt und in dem Mittelpunkt den centralen Kern. An Größe immer mehr zunehmend, kommt es zur Bildung der polygonalen Felderung der Prismenschicht. Dabei nimmt die Deutlichkeit der sphäritischen Struktur ab, um schließlich gänzlich zu verschwinden. Auch finden sich in der Flächenansicht Bilder, die an Stellen von auskeilenden Prismenschichten erinnern; man findet nämlich auf manchen Teilen Conchyolin in sehr unregelmäßigen Formen abgelagert, woraus sich schließen läßt, daß die eigentliche Prismenbildung nicht so scharf ausgeprägt ist, sondern teilweise die Tendenz noch vorherrscht, Periostracumsubstanz abzuscheiden. Erwähnt sei noch, daß man vielfach bei Prismenanlagen, ehe sie sich zur polygonalen Felderung zusammenschließen, die schon früher beobachtete eigenartige, strahlige Struktur des Randes zeigen, dessen einzelne Teile nach dem Prismenmittelpunkt hinzeigen (Fig. 32). Diese sternförmige Anordnung läßt sich auch noch an der fertigen Prismenschicht bemerken. Ferner ließen sich auf den Ölflecken Kalkkristalle in verschiedenen Stadien sehen. In kleineren Exemplaren machten sie den Eindruck von jungen Prismenanlagen mit sphärokristallinischem Bau (Fig. 33*a*). Bei größeren Kristallen fand man an der ursprünglichen rundlichen Form eine Anlagerung von dickeren Kalknadeln, wodurch sie verschiedene Gestalten annehmen (Fig. 33*b*, 33*c*). In ihren Umrißformen machen sie ganz den Eindruck der Kalk-

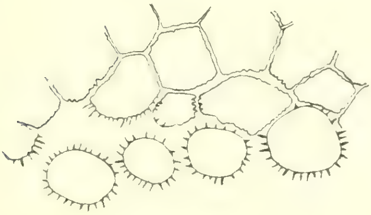


Fig. 32.

Umrisse junger Prismenanlagen auf einem Ölflecken (entkalkt). Vergr. 204 : 1.

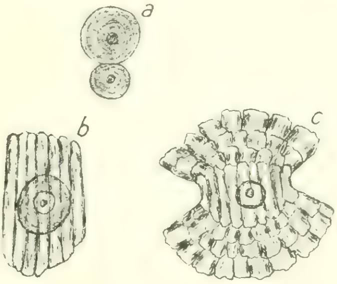


Fig. 33.

Kalkkristalle, die sich auf Ölflecken vorfanden. Vergr. 460 : 1.

kristalle, die Moynier de Villepoix am Schalenrande bei *Anodonta* gefunden und sie als Doppelquaste (»doubles houppes«) bezeichnet hat. In ihrem Innern konnte man jedoch stets einen centralen Kern beobachten, manchmal auch zwei, die der ersten Anlage des Kristalls (Fig. 33*a* entsprechen. Auch diese Kalkgebilde dürften als Reservestoffe anzusprechen sein. Die Dicke der Prismenschicht an den »Ölflecken« erreicht, soweit sich an meinen Präparaten feststellen ließ, niemals diejenige der äußeren Prismenlage. Beim weiteren Wachstum der Schale werden die »Ölflecken« von Perlmuttersubstanz überwallt, und sie entsprechen dann den »braunen Schichten« von Tullberg.

Die helle Schicht.

An Querschliffen durch die Schale bemerkt man an solchen Stellen, wo Muskeln an dieselbe herantreten eine Schicht, die sich von der Perlmuttersubstanz durch ihre größere Helligkeit abhebt (Fig. 34 *h*).

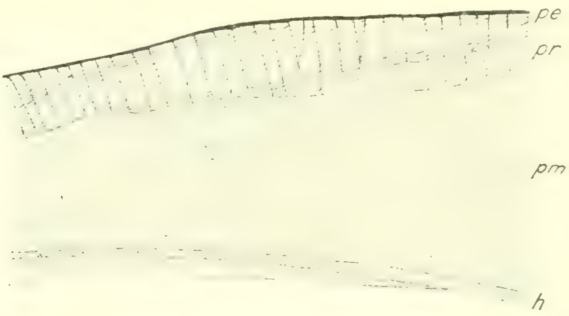


Fig. 34.

Schalenquerschliff mit heller Schicht (*h*) des hinteren Schließmuskelansatzes. Vergr. 80 : 1.

Sie vermittelt den festen Zusammenhang der Muskeln mit der Schale. Von früheren Autoren ist sie als »helle Schicht« oder als »durchsichtige Substanz« bezeichnet worden. Sie ist stets scharf getrennt von der Perlmutterschicht. Von einer Muskelansatzstelle verläuft die helle Schicht nach dem Wirbel der Schale, die Lamellen der Perlmuttersubstanz von der Schaleninnenseite nach der Oberfläche schräg durchsetzend, indem so der Weg bezeichnet wird, den die Muskeln beim Fortrücken an der jeweiligen Schaleninnenseite genommen haben. Hierdurch kann man noch immer die Dicke der Schale feststellen, welche dieselbe besaß, als der Muskel gerade an der beobachteten Stelle befestigt war. Die Vertreter der Intussuszeptionstheorie, welche diesen Verlauf und die Bedeutung der hellen Schicht kannten, hätten eigentlich durch diesen Befund darauf aufmerksam werden müssen, daß die Perlmutterschichten, die später der hellen Schicht angelagert werden, nicht durch Intussuszeptionswachstum hätten entstehen können, da die beiden Perlmutterteile immer scharf von der hellen Schicht geschieden sind.

Die helle Schicht zeigt an Querschliffen ihre größte Dicke ungefähr in der Mitte der Schließmuskelansätze, während sie nach dem vorderen Ende, d. h. nach der Seite hin, nach welcher sich der Muskel an der Schale fortbewegt, an Höhe abnimmt. Nach dem Wirbel zu nimmt sie ebenfalls an Stärke ab, um schließlich nur noch als feiner heller Streifen sichtbar zu sein. Nach diesem Befund ist es für List auffällig (vgl. S. 73), »daß die durchsichtige Substanz, sobald sie von Perlmutterschichten bedeckt wird, stets an Größe abnimmt, wie man deutlich an einem Querschliff beobachten kann. Dieselbe Schicht, an der sich klar und deutlich in der Adductorgegend die einzelnen Prismen unterscheiden lassen, ist später in demselben Präparat, wenn sie weiter nach innen hin von vielen Perlmutterschichten bedeckt ist, gerade noch als strukturlose, schmale, weiße Linie zu erkennen. Die Prismen müssen also nachträglich zusammengepreßt werden.« Eine solche nachträgliche Zusammenpressung einer so stark verkalkten Schicht läßt sich schwer vorstellen. Eine einfachere Erklärung der verschiedenen Dicke der hellen Schicht wird durch folgende Überlegung gegeben. An den Stellen der hellen Schicht, die nach dem Wirbel der Schale zu viel dünner erscheinen und die feineren Strukturen nicht so deutlich erkennen lassen, war der Muskel befestigt, als er in den jüngeren Stadien der Muschel noch eine geringere Größe besaß. Aus diesem Grunde war auch damals eine weniger starke helle Schicht zum Befestigen des Muskels an der Schale notwendig. Die Höhe der hellen Schicht wächst also mit der Stärke des Muskels bei dessem Fortrücken an der Schale. Nach dem äußeren Ende des Muskelansatzes nimmt, wie schon oben erwähnt, die Dicke der hellen Schicht wieder ab, was sich leicht daraus erklärt, daß an dieser Seite, nach welcher der Muskel an der Schale fortrückt, eine ständige Neubildung der hellen Schicht auf der Perlmutterlage erfolgt.

Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man in der hellen Schicht verschiedene Strukturen. Am auffälligsten ist eine prismatische Gliederung, die von allerfeinsten Lamellen durchzogen wird (Fig. 35). Die prismatische Gliederung ist eine durchgreifende, wovon man sich leicht an solchen Quer- oder auch Flächenschliffen überzeugen kann, bei welchen die Ränder der hellen Schicht ausgebrochen sind und in die einzelnen Glieder zerfallen, die den Teilen der Fig. 35 entsprechen. Die Begrenzungslinien der einzelnen prismatischen Bestandteile der hellen Schicht dürften den »Kanälen, die bei trocknen Schalen mit Luft gefüllt sind«, von Tullberg entsprechen (vgl. S. 19, Taf. VI, Fig. 3*a*). Außer der prismatischen Gliederung der hellen Schicht sind pyramiden- oder kegelförmige Gebilde bemerkenswert, die Ehrenbaum auch bei *Mytilus* feststellen konnte, während List sie dort in Abrede stellt. Bei *Anodonta* treten sie heller und noch etwas stärker lichtbrechend als die helle Schicht selbst auf; mit ihrer Spitze zeigen sie stets nach der Außenfläche der Schale (Fig. 34). An manchen Stellen der hellen Schicht findet man sie so zahlreich vor, daß sie die übrige prismatische Struktur in den Hintergrund drängen. Nach Ehrenbaum »besteht aber die durchsichtige Substanz gar nicht aus einfachen, geraden, regelmäßig nebeneinander liegenden Fasern, sondern ihre prismatische Gliederung wird durch sehr unregelmäßige vielfach konische Einlagerungen oder sekundär ausgefüllte Höhlungen hervorgerufen. Außerdem besitzt sie wirkliche Höhlungen von mannigfach verschiedener Gestalt, wie das schon Nathusius von Königsborn beschrieben hat. Die große Festigkeit der Verbindung zwischen Schale und Muskel macht es nun wahrscheinlich, daß die zerfaserten Enden der Muskeln in diese Höhlungen hineingreifen, die ihrerseits erst durch die secretorische Tätigkeit der Muskelzellen entstanden sind« (vgl. S. 43). An Schliffen wie an Schnitten durch die Schließmuskelenden mit ansetzender Schale konnte jedoch bei *Anodonta* niemals ein Eindringen der Muskelfasern in die helle Schicht festgestellt werden, ebensowenig wie an dieser wirkliche Höhlungen sich beobachten ließen. Eine »secretorische Tätigkeit der Muskelzellen selbst« kommt bei dem Aufbau der hellen Schicht nicht in Betracht, vielmehr dürfte die Bildung dieser Schalenschicht dem Epithel zukommen, das sich an allen Muskelenden befindet und welches der Beobachtung Ehrenbaums entgangen ist.

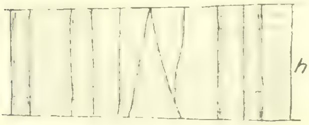


Fig. 35.

Helle Schicht, welche deutlich ihre einzelnen Bestandteile zeigt. Vergr. 800 : 1.

Nach Entkalkung eines Stückes der Schale mit Muskelansatz, kann man das Muskelende loslösen, so daß die helle Schicht an demselben vielfach haften bleibt (Fig. 36 *h*). An Schnitten durch solche Partien läßt sich feststellen, daß die helle Schicht außer kohlensaurem Kalk auch aus einer organischen Grundsubstanz besteht, wie es auch Tullberg schon beobachtet hat. Allerdings fand sich der organische

Bestandteil immer nur in einer sehr geringen Höhe im Verhältnis zu der Stärke der nicht entkalkten hellen Schicht. Hieraus läßt sich wohl schließen, daß diese eine intensiv verkalkte Schicht ist, während die organische Grundmasse in den Hintergrund tritt. Bei den entkalkten Schnitten durch die helle Schicht kann man weiter beobachten, daß die prismatische Struktur fast nicht mehr, an manchen Stellen überhaupt nicht mehr zu erkennen ist, während man jetzt einen sehr deutlichen lamellären Bau wahrnehmen kann, dessen einzelne Lamellen sich teilweise durch Spaltung in der Längsrichtung abheben (Fig. 36). Diese lamelläre Schichtung der hellen Schicht wird vielleicht für die Anheftung des Muskels eine wesentliche Bedeutung haben, da eine Befestigung desselben in der Flächenrichtung der Schaleninnenseite beim Zusammenziehen der Adductoren einen festeren Halt gibt. Auf einem mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Präparat ließ sich stets eine Rotfärbung der organischen Grundsubstanz der hellen Schicht beobachten, während die Lamellen der Perlmutterlage sich immer nur mit Hämatoxylin bläuen. Vielleicht läßt diese verschiedene Reaktionsfähigkeit dieser beiden organischen Substanzen auf eine ungleiche Art der Entstehung hindeuten. Auf Flächenschliffen durch die helle Schicht, die durch Abschleifen der nach außen gelegenen Schalenteile hergestellt waren, ließ sich keine besondere Struktur erkennen.

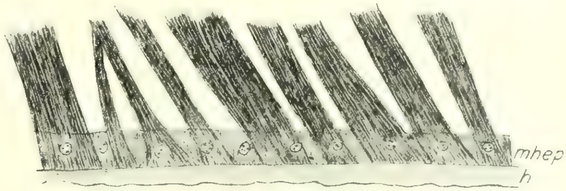


Fig. 36.

Querschnitt durch die entkalkte helle Schicht (*h*) mit ansetzenden Muskeln und Mantelhaftepithel (*mhep*). Vergr. 800 : 1.

F. Müller stellte bei *Anodonta* ebenfalls schon die helle Schicht fest, die er als Stäbchenschicht bezeichnet. »Durch Isolierung der einzelnen Stäbchen konnte er sich überzeugen, daß die Querstreifung auch hier nicht durch das Vorhandensein von Lamellen hervorgerufen wird, sondern daß sie lediglich darauf beruht, daß die Stäbchen aus zwei das Licht verschieden brechenden und sich regelmäßig abwechselnden Substanzen zusammengesetzt sind, die in den einzelnen Stäbchen korrespondieren« (vgl. S. 219). »Diese Stäbchen sind durch Erhärtung von Muskelfaserenden entstanden. Es spricht dafür erstens der Umstand, daß die Anfänge der Stäbchen sich stets unter der Grenzmembran, in welche die Muskelfasern des Schließmuskels verlaufen, enden.« Schließlich steht für F. Müller die Tatsache fest, »daß die Stäbchen organische Gebilde sind, nicht etwa Kalkkörperchen, denn diese hätten sich bei der Härtung des Muskels in verdünnter Chromsäure aufgelöst« (vgl. S. 220). Nur an diesen Enden will er vielleicht ein Wachstum durch Apposition zugeben. Daß die Querstreifung der hellen Schicht doch durch Lamellen hervorgerufen wird, ist eben bewiesen worden, und daß die »Stäbchen« auch vorzüglich aus kohlensaurem Kalk bestehen, beweisen zur Genüge die Vergleiche zwischen Querschliffen und entkalkten Schnitten, die bei F. Müller sicherlich einer nicht genügenden Einwirkung von Säure unterworfen waren.

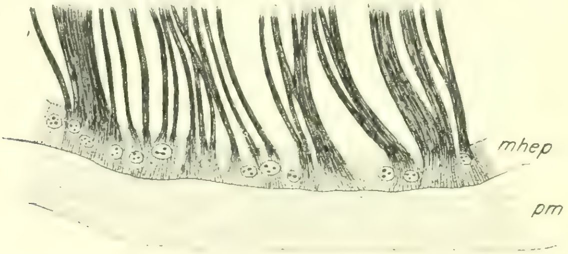


Fig. 37.

Querschnitt durch den Schließmuskelansatz einer jungen *Anodonta*. Vergr. 368 : 1.

W. Stempell gelangt zu der Ansicht, »daß die Stäbchenschicht nichts andres als eine fibrillär in der Richtung des Muskelzuges differenzierte Partie des Körperepithels ist, allein mit dem physiologischen Unterschiede, daß sie nicht nur wie die gewöhnlichen Mantelepithelzellen Schalenstoff secerniert, sondern zugleich auch den innigen Zusammenhang zwischen Muskel und Schale herstellt, indem sich ihre distalen Regionen direkt in Schalensubstanz umwandeln« (vgl. S. 379).

Die Befestigung der Muskeln an die helle Schicht erfolgt stets mit Hilfe eines Epithels, das schon von Tullberg festgestellt wurde (Fig. 37 *mhep*) und von Thiele und List als Haftepithel bezeichnet wird. Es steht in innigstem Zusammenhang mit den Muskeln, welche in die Epithelzellen eindringen. In diesen bemerkt man an dem distalen Teil allgemein eine Zerfaserung der Muskelenden in Fibrillen, die sich gewöhnlich beim Ansatz an die helle Schicht etwas verbreitern (Fig. 37). Dieser Schnitt durch den Muskelansatz einer 12 mm langen Muschel läßt zwischen Perlmuttersubstanz (*pm*) und Haftepithel (*mhep*) die helle Schicht nicht erkennen, da sie bei derartig jungen Tieren nur in äußerst feinen Lagen vorhanden ist, die nach der Entkalkung, wie schon früher angedeutet ist, nichts mehr von sich erkennen lassen.

Das Plasma des Haftepithels zeigt eine deutliche, faserige Struktur, deren Einzelelemente aber nicht mit den Fasern der Muskelenden in Zusammenhang treten, sondern getrennt nebeneinander durch die Epithelzellen verlaufen (Fig. 37). List stellte bei *Mytilus* folgendes fest (vgl. S. 86, Taf. 11, Fig. 9). »Verfolgt man eine Muskelfaser nach ihrer Ansatzstelle hin, so läßt sich stets konstatieren, daß ihre homogene Substanz sich im distalen Abschnitt in einzelne Fasern auflöst, auf eine kurze Strecke, um dann wieder zu einer kompakten Masse zu verschmelzen. Dieser faserige Abschnitt, die Epithelzelle des Mantels ist stets schwächer färbbar als die Muskelzelle und kann bei Doppelfärbung sich anders färben. Er enthält immer den ovalen Kern der Epithelzelle.« Wie aus dieser Beschreibung zu ersehen ist, weicht bei *Anodonta* der Bau der Mantelhaftzellen mit den eindringenden Muskeln wesentlich von dem ab, was List von *Mytilus* mitteilt. Vor allen Dingen müssen die Kerne der Epithelzellen und die der Muskelzellen scharf getrennt werden; es entspricht je ein Kern einer Haftepithelzelle. Niemals ließen sich bei *Anodonta* in dem Haftepithel Drüsen bemerken wie sie List bei *Mytilus* beschreibt. Außer einigen hier und da auftretenden Intercellularräumen (Fig. 38 *i*) ist das Haftepithel stets eine vollständig in sich abgeschlossene einzellige Schicht, die deutlich gegen das Innere mit einer Basalmembran abgegrenzt ist (Fig. 36, 37, 38). Ein allmählicher Übergang des Haftepithels in das gewöhnliche Mantelepithel findet nicht statt, sondern stets ist eine scharfe Grenze vorhanden (Fig. 38).

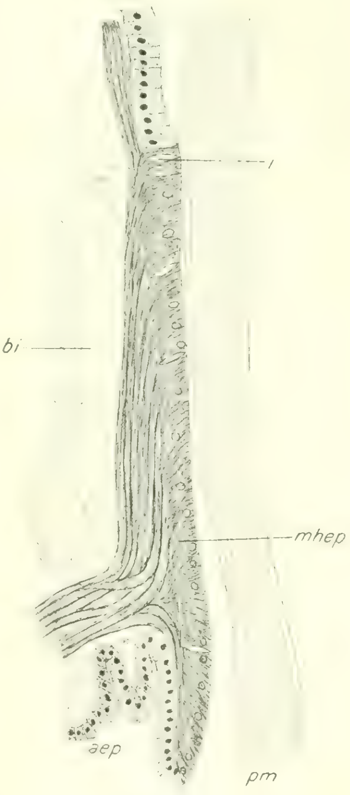


Fig. 38.

Querschnitt durch den Muskelansatz an der Mantellinie. Vergr. 240 : 1.

Zu ähnlichen Resultaten gelangt Camillo Schneider bei *Anodonta*.

Er beobachtete ebenfalls an allen Stellen, wo Muskeln an die Schale herantreten, eine deutliche längsfädige Struktur der Mantelhaftzellen. Die Faserenden der Muskeln müssen scharf von den eigentlichen Zellfäden, die weniger kräftig hervortreten, unterschieden werden. Auch er konnte nirgends Drüsenzellen in dem Mantelhaftepithel feststellen (S. 544). Nur die eine Ansicht SCHNEIDERS sei berichtigt, daß nämlich »die innerste Schicht der Schale« stark verkalkt ist. Bei seinen entkalkten Schnitten hat er nur die kalkfreie organische Grundsubstanz der hellen Schicht beobachtet.

Nach den über alle Arthropodengruppen ausgedehnten Untersuchungen von STAMM und nach den im hiesigen Institut angestellten Beobachtungen von WEGE erfolgt der Ansatz der Muskulatur am Chitin der Arthropoden mit Hilfe der modifizierten Hypodermis, der STAMMschen »epithelialen Sehne«. Demnach bestände ein prinzipieller Unterschied zwischen den Muskelansätzen der Arthropoden und dem von mir untersuchten Objekt darin, daß bei den ersten der Muskel an der Basalmembran der Hypodermis aufhört, während bei dem letzteren die Muskelfibrillen durch die Mantelhaftzellen hindurch bis zur hellen Schicht vordringen. Ein genaueres Eingehen auf diese nicht einfach zu entscheidende Frage, die vor allem bei den Arthropoden eingehend diskutiert wurde (SNETHLAGE, STAMM, WEGE) ist hier nicht beabsichtigt.

Über das Fortrücken der Muskeln an der Schale wird man wohl die schon von RÉAUMUR und später von TULLBERG geäußerte Ansicht annehmen müssen, daß sich nämlich bei der Vergrößerung der Muskeln nach dem fortrückenden Ende zu neue Muskelfibrillen gebildet, während an der entgegengesetzten Seite solche resorbiert werden. Dieses Verhalten erlaubt, daß trotz der Wanderung der Muskel stets in den größeren mittleren Partien des Ansatzes ein ständig fester Zusammenhang mit der Schale gewährleistet wird.

Das Ligament.

»Unter dem Schalenligament der Lamellibranchiaten muß man, ganz allgemein gefaßt, sämtliche unpaare und median dorsal vom Schloß oder zwischen den Schloßhälften befindliche an die beiden Schalenhälften angefügten Verbindungssubstanzen verstehen, welche einerseits die Klappen einfach verbinden und anderseits durch ihre physikalischen Eigenschaften den Attraktionsmuskeln der Schale entgegen wirken« (O. M. REIS, vgl. S. 181).

Bei *Anodonta* haben wir ein sogenanntes äußeres Ligament, das die beiden Schalenhälften in der Weise verbindet, »etwa wie der Rücken eines Bücherbandes, der von einer Decke zur andern verläuft« (**Bronn**, III. Teil, S. 333). Von außen gesehen, bemerken wir von dem Hinterende der Muschel nach dem Wirbel zu eine spitz zulaufende, kegelförmige Vorwölbung, die aus Periostracumsubstanz besteht (Fig. 39 *al*).

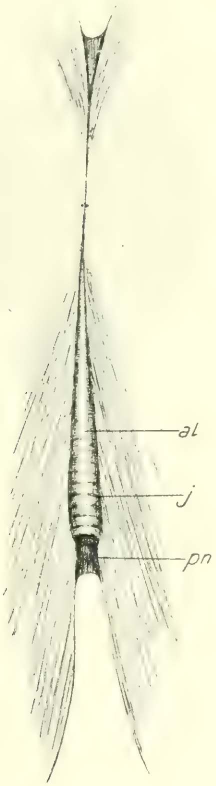


Fig. 39.

Außenansicht des Ligamentes mit deutlicher Querstreifung (*j*) des äußeren Ligamentbandes (*al*). (Jahresringe, *j*). $^4/_5$ natürl. Größe.

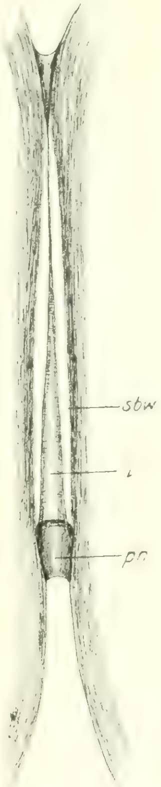


Fig. 40.

Innenansicht des Ligamentes (*il*). Seitlich verlaufen längs die Schloßbandwälle (*sbw*). Am Hinterende befindet sich die postnympheale Grube (*pn*). $^4/_5$ natürl. Größe.

Das hinterste Ende dieses äußeren Ligamentbandes liegt etwas tiefer ungefähr in dem Niveau des Schalenrandes (*pn*). Auf der Außenseite des Ligamentes sieht man quer verlaufend einige Streifen, die wohl den einzelnen Wachstumsperioden desselben entsprechen. Jenseits des Wirbels, nach dem Vorderende der Schale zu bemerkt man, daß die beiden Klappen auch hier mit einer organischen Substanz verbunden sind.

Betrachtet man das Ligament von der Innenseite der Schale, so bemerkt man, daß die Schalenränder an der Anheftungsstelle verdickt sind und als zwei längs des Ligaments verlaufende hellere Leisten zu sehen sind, die am Vorderende allmählich in den Schalenrand übergehen, am Hinterende jedoch gegen denselben scharf abgesetzt sind (Fig. 40 *sbw*) Von früheren Autoren sind sie als Schloßband- oder Nymphenleisten bezeichnet worden. Am hinteren Ende derselben befindet sich eine Verbreiterung, die von Reis postnympheale Grube genannt wurde (Fig. 40 *pn*). An der vorderen Begrenzung derselben beginnt scharf abgesetzt das innere Ligamentband (Fig. 40 *il*), das nach dem Wirbel spitz zuläuft. An diesem selbst stoßen die Schloßbandleisten aneinander; jenseits davon finden wir wieder die schon vorhin erwähnte organische Verbindung am Vorderende der Schale.

Aus dem eben beschriebenen Bau läßt sich leicht erklären, wie das Ligament an seinen Ansatzstellen in die Perlmutterschicht eingekeilt wird. An der postnymphealen Grube befindet sich die Bildungsstätte des äußeren Ligamentbandes; die scharf abgesetzten Nymphenleisten werden beim Wachstum mit dem inneren Ligament nach hinten vergrößert und bedecken somit die Teile, die in der postnymphealen Grube gebildet wurden. In demselben Maße wie die Nymphenleisten nach dem Hinterende der Muschel verlängert werden, rückt die postnympheale Grube beim Längenwachstum des Tieres in derselben Richtung an der Rückenseite der Schale weiter.

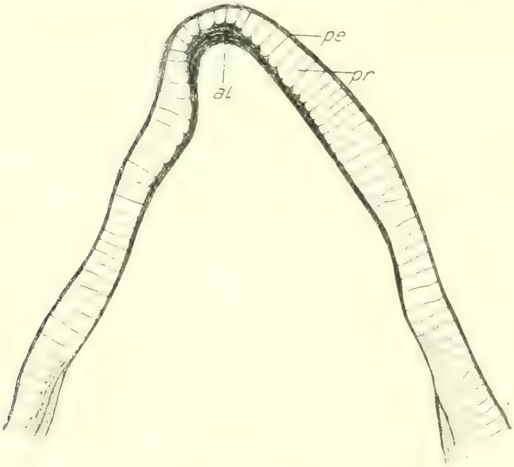


Fig. 41.

Querschnitt durch den jüngsten nach hinten gelegenen Teil des Ligamentes, bestehend aus Periostracum (*pe*), Prismenschicht (*pr*) und äußerem Ligamentband (*al*). Vergr. 32 : 1.

Ein Schnitt durch das hinterste Ende des Ligamentes zeigt, daß es hier nur aus einer Periostracumschicht mit ansetzender Prismenlage besteht (Fig. 41 *pe*, *pr*). Querschnitte, die näher nach der postnymphealen Grube zu liegen, lassen erkennen, daß von der Schaleninnenseite her an die Prismenlage Periostracumschichten angelagert werden, die den jüngsten Teil des äußeren Ligamentbandes darstellen (Fig. 41 *al*). Seitlich werden die Lamellen der jungen Ligamentanlage in dünneren Schichten gebildet, die schließlich in die Perlmutterschicht verlaufen und dort einen Teil der »braunen Schichten« Tullbergs ausmachen. Aus Fig. 41 ist also deutlich ersichtlich, daß das äußere Ligamentband (*al*) nicht mit der Periostracumschicht, welche die Schale bedeckt, in direktem Zusammenhang steht. Dort wo dem äußeren Ligamentband das innere elastische angefügt wird (Fig. 40) findet eine starke Vorwölbung des Ligamentes nach der Außenseite der Schale statt (Fig. 39). Die dem äußeren Ligamentband ansitzende Prismenschicht (Fig. 41 *pr*) wird dadurch gewöhnlich längs des ganzen Ligamentes gesprengt, sodaß das äußere Ligamentband dort zum Vorschein kommt (Fig. 42, 46*al*).

Ein Schliff durch den mittleren Teil des Ligamentes zeigt uns, daß es im geschlossenen Zustand der Schale eine halbkreisförmige Gestalt besitzt. Das äußere Ligamentband (Fig. 42 *al*) zeigt einen lamellären Bau; etwas oberhalb der Nymphenleisten (*sbw*) ist es in der oben beschriebenen Weise zwischen Perlmutterlagen eingekeilt. Im Gegensatz zu den Angaben von F. Müller ließen sich in der organischen Substanz des genannten Ligamentbandes keine Kalkeinlagerungen feststellen.

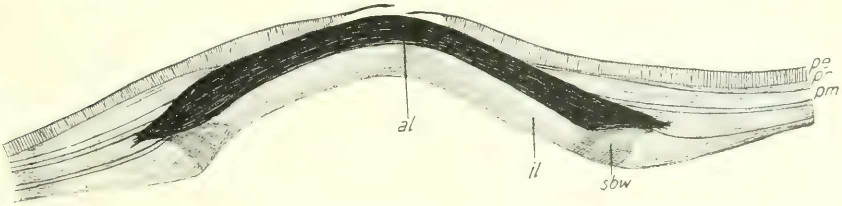


Fig. 42.

Querschliff durch den mittleren Teil des Ligamentes. Es setzt sich hier aus dem äußeren Ligamentband (*al*) und dem inneren Ligamentband (*il*) zusammen. Dieses geht seitlich in die Schloßbandwälle über (*sbw*). Vergr. 17 : 1.

Unterhalb des äußeren Ligamentbandes liegt fest mit ihm verbunden das innere Ligamentband, welches den elastischen Teil der dorsalen Verbindung der beiden Schalenklappen ausmacht. Das letztere zeigt im Querschliff eine zweifache Schichtung. Außer einer sehr feinen senkrechten Streifung erkennt man noch eine lamelläre Struktur, welche in einem rechten Winkel zu der ersten verläuft. Die senkrechte Streifung wird durch feine organische Fasern hervorgerufen, welche mit starken Kalkeinlagerungen versehen sind. Nach F. Müller wird die konzentrische, lamelläre Struktur auf folgende Art hervorgerufen (vgl. S. 216). »Jede einzelne Faser besteht aus zwei das Licht verschieden brechenden und sich regelmäßig abwechselnden Substanzen. Da diese beiden Substanzen in den nebeneinander liegenden Fasern korrespondieren, so erhält das innere Band eine gleichmäßige konzentrische Querstreifung, welche der Muskelstreifung ähnlich ist. Einzelne korrespondierende Stellen der Fasern brechen das Licht stärker, sodaß die Querstreifung dort in dunkler markierten Linien sich zeigt.« Eine einfachere Erklärung über das Zustandekommen der lamellären, der Oberfläche des Ligamentes parallelen Struktur werden wir nach Betrachtung eines Längsschliffes geben. An entkalkten Zupfpräparaten von den Fasern des inneren Ligamentbandes kann man sich von deren homogenen Aussehen überzeugen. Nur an solchen Stellen, wo die Fasern noch wenig isoliert sind, kann man noch die konzentrische Streifung bemerken. Teilweise läßt sich auch ein Reißen an den Stellen dieser Struktur quer zur Richtung der Fasern feststellen, ein Zeichen, daß der Zusammenhang dort ein weniger fester ist. Im Gegensatz zu dem äußeren Ligamentband färbt sich das innere mit verschiedenen Reagentien, an Schnitten ließ sich an der konzentrischen Streifung eine größere Tinktionsfähigkeit beobachten. Im ungefärbten Zustand hat das elastische Ligamentband einen in verschiedenen Farben schillernden Glanz, den VILLEPOIX mit dem der Sehnen bei Wirbeltieren vergleicht. Nur im feuchten Zustand zeigt sich das innere Ligamentband elastisch; außerhalb des Wassers erhärtet es und wird leicht zerbrechlich.

Seitlich geht das innere Ligamentband allmählich seine ihm eigentümliche Struktur verlierend in die Nymphenleisten (Fig. 42 *sbw*), auch Schloßbandwälle genannt, über. Auf Querschnitten tritt die senkrechte, faserige Struktur derselben stärker hervor als die lamelläre Streifung, die mit der konzentrischen Anordnung des elastischen Ligamentbandes im Zusammenhange zu verfolgen ist, woraus sich auch für diese Strukturen die Gleichzeitigkeit ihrer Bildung ergibt. An den Schloßbandwällen jüngerer entkalkter Schalen erkennt man öfters einzelne stärkere Septen, die im Zusammenhang mit dem oben ansetzenden äußeren Ligamentband teilweise den Eindruck einer auskeilenden Prismenschicht machen (Fig. 46 *sbw*). Besonders dieser Teil der Schale steht mit den darunter liegenden Epithelzellen der Mantelnaht in festerem Zusammenhang.

Das Bild eines Ligamentlängsschliffes zeigt Fig. 43. Dieser Schliff ist möglichst median gehalten, an dem vorderen Teil ist jedoch ein Stück der Nymphenleiste (*sbw*) angeschliffen. Man sieht, daß die Stärke des äußeren Ligamentbandes nach dem hinteren Ende immer zunimmt und seine größte Stärke an der postnymphealen Grube (*pn*) besitzt, an der im Gegensatz zu F. Müller das äußere Ligamentband mit den dort befindlichen Epithelzellen der Mantelnaht in Berührung steht. Die lamelläre Streifung dieses Ligamentteiles im Längsschliff entspricht derselben Struktur im Querschliff.

Das innere Ligamentband zeigt im Längsschliff (Fig. 43) eine spindelförmige Gestalt. Der stärkste Teil liegt jedoch etwas über die Mitte hinaus nach dem hinteren Ende der Muschel zu. Diese verschiedene Stärke des inneren Ligamentbandes erklärt sich ähnlich wie das Dickenwachstum der hellen Schicht an den Muskelansätzen (siehe S. 409). Am Vorderende wurde das elastische Ligamentband bei der jungen Muschel in einer gewissen Stärke angelegt. Bei dem Wachstum der Schale wird das innere Ligamentband entsprechend durch Anlagerung dickerer Schichten verstärkt, die infolge des gleichzeitigen Längenwachstums des Ligamentes weiter nach dem Hinterende zu reichen und an der postnymphealen Grube (*pn*) jeweils über die vorhergehende Lage etwas vorstehen. Diese Schichten machen sich im Längsschliff als dunklere Linien bemerkbar, die schräg von der Innenseite des inneren Ligamentbandes nach der Außenfläche desselben verlaufen. Sie stellen die Anwachsstreifen des elastischen Ligamentteiles dar. Einige von diesen treten in weiteren Abständen besonders deutlich hervor, die wohl als die Produkte größerer Wachstumsperioden anzusprechen sind und deren Ende in der Querstreifung auf der Oberseite des äußeren Ligamentbandes ihren Ausdruck finden (Fig. 39 *j*). Die Dauer einer solchen längeren Wachstumsperiode dürfte, aus später noch ausführlich anzugebenden Gründen, vermutlich ein Jahr betragen. Die Anwachsstreifen werden nicht wie der Längsschliff zeigt, in einer ebenen Fläche abgelagert, sondern halbkreisförmig, der Form des Ligaments entsprechend, was sich im Querschliff (Fig. 42) deutlich aus der konzentrischen Streifung ergibt. Außer diesen Anwachsstreifen des inneren Ligamentbandes

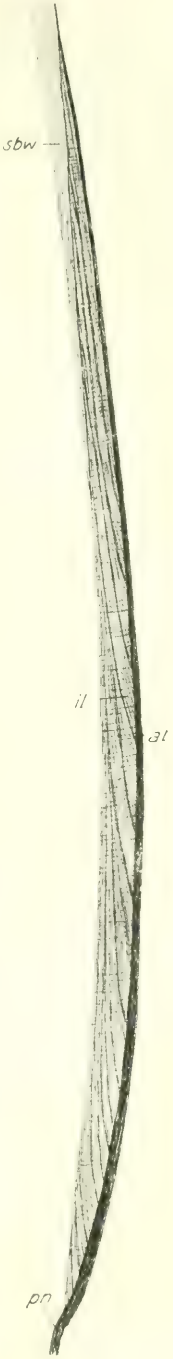


Fig. 43.

Längsschliff durch das Ligament. Vergr. 8 : 1.

bemerkt man im Längsschliff wieder die ungefähr senkrecht zu den Außenflächen des Ligamentes stehenden organischen Fasern. Zu erwähnen ist schließlich noch, was besonders deutlich an den öfters auftretenden Bruchstellen in der Richtung der Fasern zu beobachten ist, daß diese nicht genau senkrecht zu den Außenflächen des Ligamentes stehen, sondern nur senkrecht zu den Anwachsstreifen der einzelnen Wachstumsperioden, so daß die Fasern im Verlauf durch die Dicke des inneren Ligamentes etwas gekrümmt erscheinen (Fig. 43).

Das Epithel der Mantelnaht.

Bevor auf die einzelnen Zellelemente der Mantelnaht eingegangen wird, soll an der Hand einiger Schemata ihr Zustandekommen erläutert werden. Auf Querschnitten durch eine *Anodonta* bemerkt man nach dem hinteren Ende der Muschel zu, daß sich an den Innenseiten der beiden Mantellappen je ein Vorsprung befindet (Fig. 44*a*). An den gegenüberliegenden Stellen der Mantelaußenseite liegen die schon früher erwähnten hohen Cylinderzellen (*pep*), die der prismenbildenden Zone des Mantelrandes entsprechen. Nach dem Wirbel zu werden die Vorsprünge immer größer, indem sie sich dabei einander immer mehr nähern (Fig. 44 *b*), um schließlich miteinander zu verschmelzen (Fig. 44 *c*). Eine Strecke weit bleibt die auf diese Weise entstandene Brücke bestehen, um sich wieder an der Stelle zu trennen, die von früheren Autoren als »dorsaler Mantelschlitz« bezeichnet wurde. Dann treten die beiden Teile wieder zusammen, die Brücke wird kräftiger und füllt den Raum zwischen Darm und Mantelrand aus. Gleichzeitig bemerkt man, daß die Bildung des Periostracums in der Mantelrandfalte aufgehört hat und daß das cylindrische Epithel an der Außenseite des Mantels an Ausdehnung nach oben hin zugenommen hat, um schließlich mit den hohen cylindrischen Zellen der Mantelrandfalte in Verbindung zu treten (Fig. 44 *d*). Noch weiter nach dem Wirbel zu beobachtet man eine Größenabnahme der Mantelrandfalten und des nach dieser Seite auslaufenden Endes des dorsalen Mantelschlitzes (Fig. 44*e*, *dm*). Diese beiden Teile verschwinden schließlich vollständig, und wir haben die ausgebildete Mantelnaht vor uns, die nur von dem hohen cylindrischen Epithel bekleidet ist (Fig. 44 *f*). Am Vorderende löst sich die Mantelnaht in ähnlicher Weise, wie sie hier zustande gekommen ist, d. h. aber ohne Unterbrechung eines dorsalen Mantelschlitzes, in die beiden Mantelhälften wieder auf.

Die Mantelnaht selbst ist mit bloßem Auge als ein nach dem vorderen Ende der Muschel sich zuspitzender Wulst zu erkennen, dessen

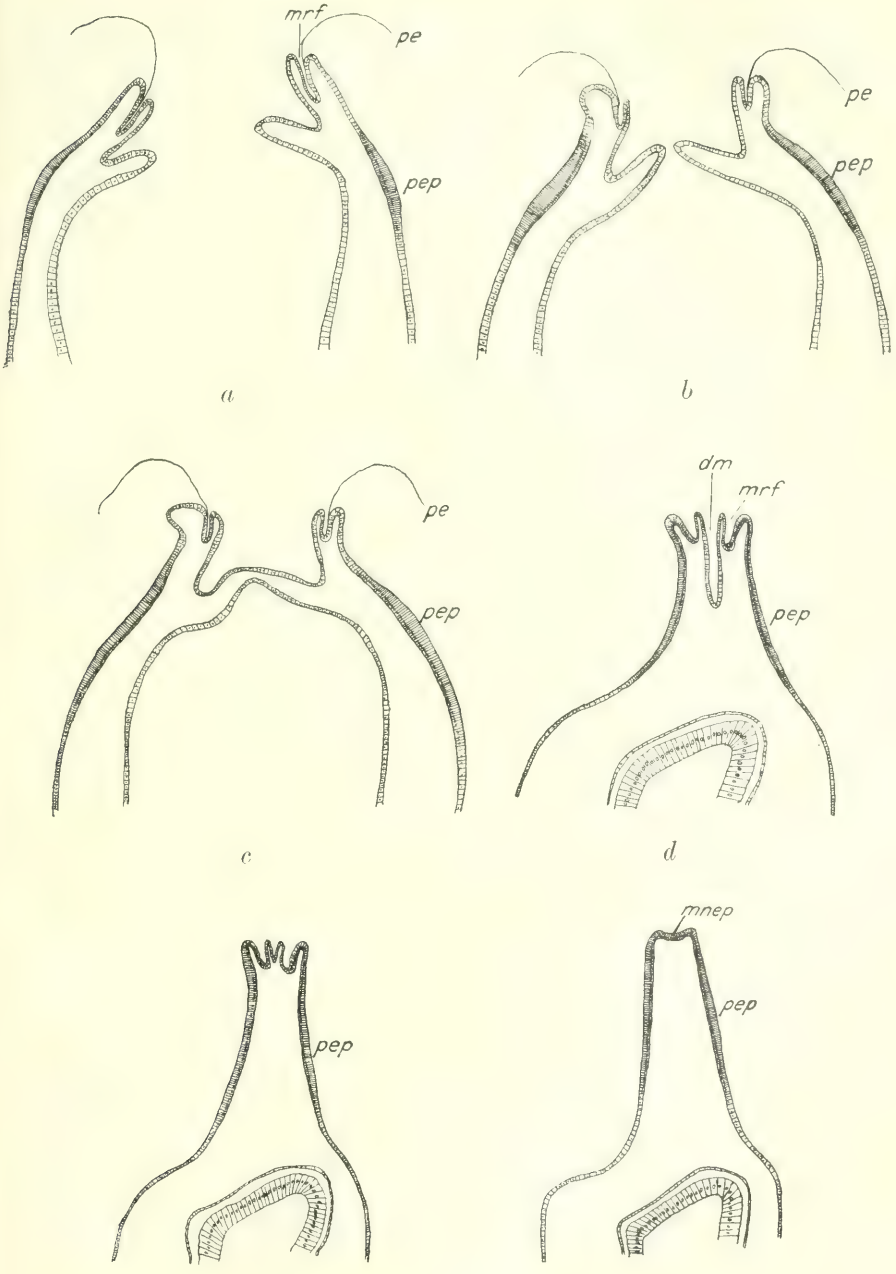

mrf
pe
pep
pe
pep
a
b
pe
pep
c
dm
mrf
pep
d
pep
mnep
pep
e
f

Fig. 44.

Schematische Darstellung des allmählichen Zustandekommens der Mantelnaht (*mnep*), durch Verwachsung der freien Mantelränder am hinteren Ende der Muschel. Vergr. 32 : 1.

Gestalt der rundlichen Aushöhlung an der Innenseite des Ligamentes entspricht. Die Mantelnahtzellen besitzen ein ähnliches Aussehen wie die schmalen, hohen Cylinderzellen der Mantelrandfalte. Am Beginn des hinteren Endes der Mantelnaht stehen diese Zellen dicht zusammengedrängt. Ihr Protoplasma zeigt eine grobkörnelige Beschaffenheit. Der Kern liegt im basalen Teil der Zelle und nimmt dort fast deren ganze Breite ein. Er besitzt eine längliche, ovale Gestalt und zeigt in seinem Innern einen oder mehrere Nucleolen (Fig. 45). Zwischen diesen Zellen finden sich, wenigstens in dem genannten Teile der Mantelnaht, in ziemlicher Anzahl große Becherzellen (*bz*). Ferner lassen sich teils rundlich oder länglich gestaltete Zellen bemerken, mit geformtem Inhalt, aus rundlichen Kügelchen bestehend, die sich mit Eosin intensiv färbten.

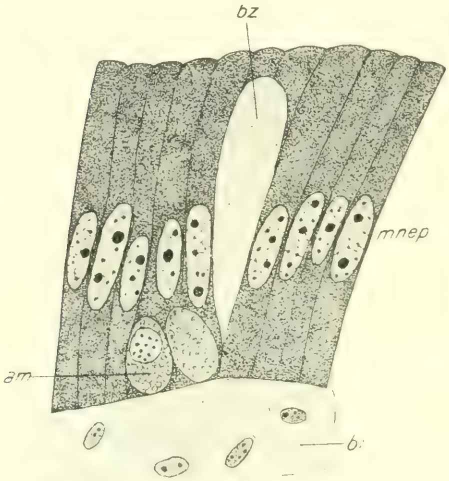


Fig. 45.
Zellen des Mantelnahtepithels mit Becherzelle (*bz*) und Amöbocyten (*am*). Vergr. 800 : 1.

Längs der Mantelnaht behält das Epithel ungefähr dieselbe Höhe, nur gegen das Vorderende nimmt es etwas an Höhe ab. Die den Schloßbandwällen anliegenden Zellen sind stellenweise durch ihre besonders hohen Elemente ausgezeichnet. Das Mantelnahtepithel steht mit dem inneren Ligamentband in mehr oder weniger festem Zusammenhang. Beim Loslösen desselben bleiben vielfach die einzelnen Zellen am Ligament haften. Das Epithel garantiert durch seinen Zusammenhang mit dem Ligament eine konstante und regelmäßige Ablagerung der dasselbe bildenden Substanzen. F. Müller beschreibt diese Verhältnisse folgendermaßen (vgl. S. 213): »Auch am Ligament findet ein zarter Zusammenhang von Weichteilen mit den Schalenteilen statt. Es sind dort keine ausgeprägten Muskelbündel, welche sich an die Schale setzen, sondern zahlreiche einzelne Muskelfasern. An der Stelle nämlich, wo bei *Unio* das Ligament in den Zahn, bei *Anodonta* in die Zahnleiste übergeht, verschwinden an den betreffenden Mantelstellen die Epithelzellen vollständig. Es treten aus dem darunter liegenden

Muskelgewebe lange, wellig verlaufende Muskelfasern hervor, welche in der spindelförmigen Erweiterung den charakteristischen langen Kern unterscheiden lassen, der oft durch eine Anzahl kleiner Kerne ersetzt wird. Diese Fasern vereinigen sich mit ihren Enden zu einem dichten Filz, mit welchem gelockerte Fasern des Ligamentrandes zusammenhängen.« Diese von F. Müller gesehenen Gebilde sind keine Muskelfasern, sondern Elemente des Mantelnahtepithels, die hier öfters ein etwas ungewöhnliches Aussehen zeigen (Fig. 46 *mnep*). Zwischen den einzelnen Zellen finden sich häufig Intercellularräume (*i*). Infolge der Konservierung kontrahiert sich das Tier innerhalb der Schalenklappen sehr stark nach den Stellen zu, an denen es durch die beiden Schließmuskeln fest mit den Schalen verbunden ist. Da nun das Mantelnahtepithel infolge des Zusammenhanges mit dem inneren Ligamentband der Kontraktion nicht folgen kann, werden die Epithelzellen besonders in ihrem mittleren Teil lang gestreckt, wodurch zwischen ihnen die Intercellularräume entstehen dürften.

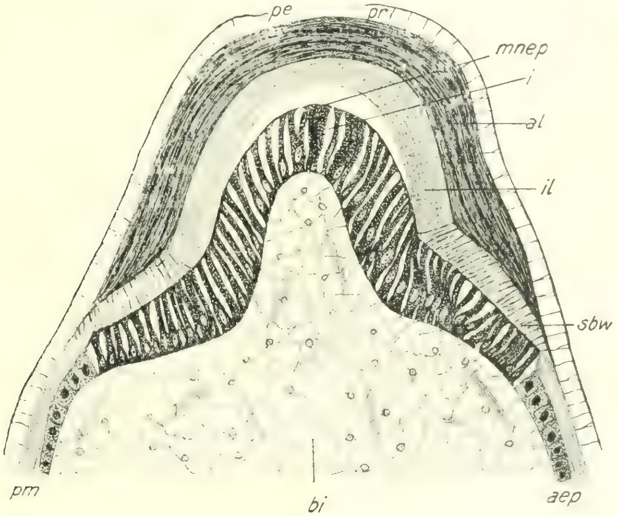


Fig. 46.

Querschnitt durch das Ligament mit ansetzendem Mantelnahtepithel (*mnep*) an dem inneren Ligamentband (*il*). Zwischen den Epithelzellen befinden sich Intercellularräume (*i*) (Artefakte). Vergr. 324 : 1.

Weiter ist nach Felix Müller anzunehmen (vgl. S. 217), »da die Muskelfasern sich alle aus dem subepithelialen Muskelgewebe erheben, daß diese kurzen Fasern nur die Enden von Muskelfasern sind, deren übriger Teil in jenem Muskelgewebe liegt. Auch das Epithel der Mantelnaht wird von solchen Fasern durchsetzt, welche ebenfalls mit ihren Enden einen Filz bilden als Fortsetzung des Filzwerkes der langen Muskelfasern«. Somit ist es für F. Müller ausgeschlossen, »durch die Art und Weise des Zusammenhanges des Ligamentes mit den Weichteilen des Tieres durch ein Filzwerk von Muskelfasern, das Wachstum des Ligamentes auf eine Secretion des Mantelnahtepithels zurückzuführen«. Die ganze Anschauung Felix Müllers über die Schalenbildung hat ihn wohl nicht zu einer vorurteilsfreien Beobachtung der Tatsachen kommen lassen, denn man kann sich leicht, wie man aus dem vorher Beschriebenen und aus der Zeichnung (Fig. 46) entnehmen kann, von dem rein epithelialen Charakter der Elemente der Mantelnaht überzeugen. Ein Eindringen von Muskelfasern in das Mantelnahtepithel ließ sich an meinen Präparaten nicht feststellen. Stets fand sich eine deutliche Basalmembran vor, die an Längs- und Querschnitten durch die Mantelnaht gut zu verfolgen war.

Moynier de Villepoix unterscheidet auch unter dem Ligament chitinogene Zellen der Mantelnaht, die an dessen hinterem Ende liegen und das äußere Ligamentband liefern. Diese unterscheiden sich von den specifischen Kalkzellen, die unter dem inneren Ligamentband liegen durch verschiedenes Aussehen und durch verschiedenen Inhalt. Die Ungleichheiten, die er in der Färbbarkeit der Kalkzellen bei jüngeren und älteren Tieren fand, führt er auf verschiedene Secernierungsstadien zurück. Auf Schnitten durch die Herzgegend scheinen unter den Nymphenleisten die Epithelzellen verschwunden. Sie sind durch Zellelemente von fibrillärem Aussehen ersetzt, welche sehr zusammengedrängt stehen und einen spindelförmigen Kern besitzen. Es sind dies dieselben Zellen, welche F. Müller als Muskelfasern angesprochen hat. Moynier de Villepoix will diesen Zellelementen keine wirkliche Muskelnatur zuschreiben, sondern nur einen »myo-epithelialen« Charakter. Aber auch dieses scheint nicht notwendig, ebensowenig wie dies bei andern Epithelien geschah, welche an Schalenteilen inserieren, z. B. dem Mantelhaftepithel der Muskelansätze und bei dem Epithel, welches das Periostracum in der Mantelrandfalte befestigt.

Die schon früher bei der Beschreibung des Epithels vom Mantelrand erwähnten Zellen mit geformtem, eosinophilen Inhalt, traten in der Epithelschicht der Mantelnaht in ganz bedeutender Anzahl auf. Sie stellen sich als Amöbocyten oder Wanderzellen heraus, die aus dem Innern des Tieres in die Epithelien gelangen. Moynier de Villepoix konnte nicht mit Sicherheit feststellen, wie diese Amöbocyten in das Mantelepithel einwandern.

Fast überall im Bindegewebe findet man in den Mantellappen solche Wanderzellen; sie gelangen aus den Blutgefäßen in die Lacunen und von hier leicht in das Bindegewebe (Fig. 47). Dort treten sie gewöhnlich als rundliche Zellen auf, die mit grobkörnigen, rundlichen Granulis erfüllt sind. Der stets runde Kern läßt niemals einen größeren Nucleolus erkennen, sondern er zeigt viele kleinere Chromateilchen in seinem Innern. Diese Wanderzellen gelangen an die Epithelzellen, in welche sie durch die Basalmembran hindurch eindringen (Fig. 48). Vielfach nehmen diese Amöbocyten beim Durchdringen des Epithels eine längliche Form an, wobei der Kern hingegen immer seine rundliche Gestalt beibehält. In Fig. 49 sieht man

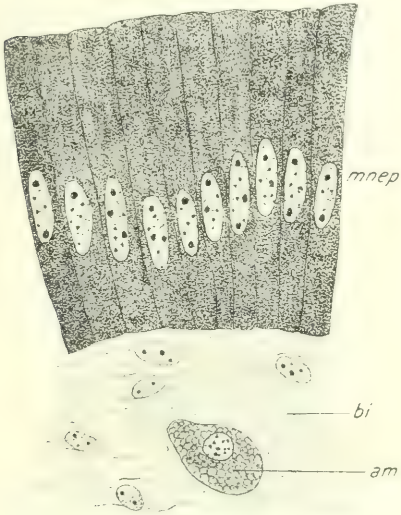


Fig. 47.
Im Bindegewebe (*bi*) des Mantels liegen Amöbocyten (*am*), die nach dem Mantelnahtepithel (*mnep*) wandern. Vergr. 800 : 1.

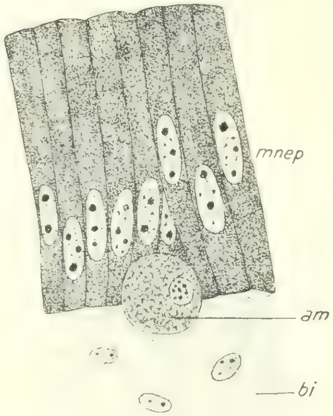


Fig. 48.
Amöbocyte (*am*), die gerade im Begriffe ist in das Mantelnahtepithel einzudringen. Vergr. 800 : 1.

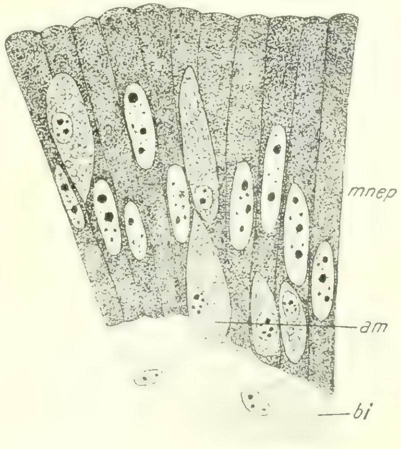


Fig. 49.
Amöbocyte (*am*), die schon fast vollständig in das Epithel eingedrungen ist. Andre befinden sich schon innerhalb der Epithelschicht. Vergr. 800 : 1.

eine solche Wanderzelle, welche schon über die Hälfte ihrer Länge, andre dagegen, die schon vollständig in das Epithel eingedrungen sind. Das stark secernierende Epithel der Mantelaußenseite (Fig. 50) zeigt, wie ein Amöbocyt gerade nach außen gelangt, seine ursprünglich rundliche Gestalt wieder annehmend. Gerade am Mantelrand sah man, wie es Fig. 51 wiedergeben soll, vielfach diese Wanderzellen außerhalb des Epithels zwischen diesem und der Schale liegen. Häufig ließen sich auch dort Wanderzellen beobachten, in denen kein Kern zu erkennen ist, wie anderseits auch isolierte Kerne vorkommen, doch war nicht zu entscheiden, ob es sich dabei um eigenartige Zustände der Amöbocyten handelt oder ob sie künstlich entstanden sind.

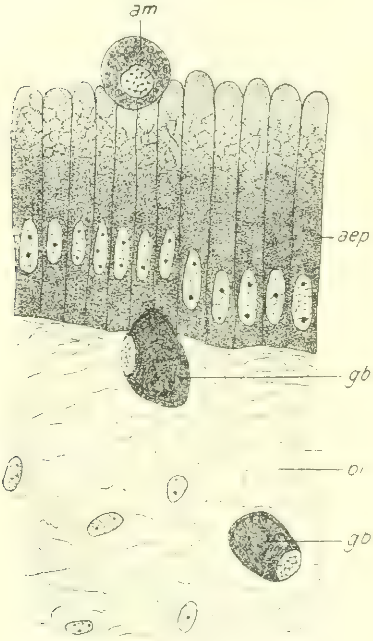


Fig. 50.

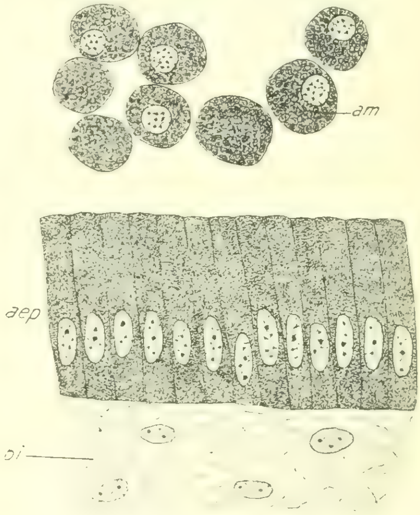


Fig. 51.

Fig, 50. Amöbocyte (*am*), die gerade aus dem in Sezernierungszustand befindlichen Mantelaußenepithel (*aep*) austritt. Im Bindegewebe und an der Basalmembran liegen andre Amöbocyten, die mit gelben Ballen (*gb*) beladen sind. Vergr. 800 : 1.

Fig. 51. Amöbocyten (*am*), die zwischen dem Mantelepithel und der Schale liegen. Vergr. 800 : 1.

Diese eosinophilen Wanderzellen fanden sich also in gleicher Weise beim Epithel des Mantelrandes sowie der Mantelnaht. Sie entsprechen wohl den Drüsenzellen, die List zwischen dem Epithel unter dem Ligament beschreibt als »breitere Drüsenzellen mit grobgranuliertem Inhalt, die denen entsprechen, die man sonst im Mantelepithel antrifft« (vgl. S. 93). Diese beschreibt er weiter folgendermaßen (vgl. S. 121

u. 122): »Außer den verschiedenen geformten und sehr mannigfaltigen Elementen des Bindegewebes treten noch in den Gefäßen des Mantelrandes und außerhalb Blutzellen auf. Diese besitzen als Wanderzellen eine sehr verschiedene Funktion: dadurch, daß sie oft mit Granula beladen sind, können sie leicht Verwechslungen mit Rundzellen veranlassen. Ohne auf ihre histologischen Differenzierungen hier näher einzugehen, möchte ich eine Funktion hervorheben, die von ganz allgemeinem Interesse ist und bisher noch nicht beobachtet wurde. Zur Zeit des Wachstums der Schale und des Periostracums kann man beobachten, daß in den Amöbocyten oder Wanderzellen der Nucleolus, der in dem rundlichen Kern eingeschlossen liegt, sehr groß ist und durch seine starke Tinktionsfähigkeit mit Eosin sehr auffällt. Zugleich läßt sich eine Wanderung dieser Zellen nach dem Epithel der Außenfläche des Mantels und der Mantelaußenfalte feststellen. In diesen dahin wandernden Zellen wird der Nucleolus immer größer; vom Chromatin, das sich stets mit Hämalaun distinkt blau färbt, sind nur noch wenige Körnchen vorhanden und schließlich ist alles verschwunden, d. h. an Stelle des Kernes ist ein stark glänzender homogener Körper verhanden, der sich intensiv grell leuchtend rot mit Eosin tingiert. Nach den Befunden, welche die verschiedenen Wanderzellen darbieten, scheint es sicher, daß auch, durch Aufnahme von weiterem Protoplasma auf dem Wege zu den Epithelien hin, der Einschlußkörper noch zunimmt. Ist der Amöbocyt am Epithel angekommen, so tritt er zwischen bzw. in die Epithelien ein, und bald kann man nur noch den großen stark glänzenden Körper in einer Epithelzelle auffinden, während die schmale Protoplasmahülle verschwunden ist. Daß aus dem Epithel der Innenfläche der Außenfalte diese stark glänzenden eosinophilen Körper, wie die übrigen in dem Epithel selbst produzierten Secretmassen in das neue

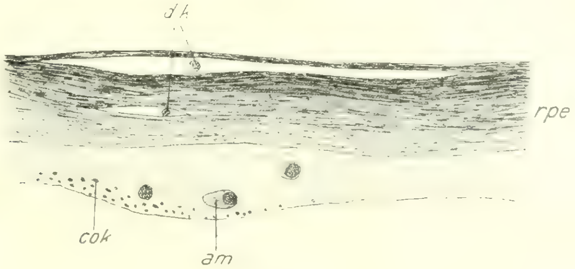


Fig. 52.

Querschnitt durch ein junges 3 Monate 10 Tage altes Periostracumregenerat mit anhaftenden Amöbocyten. Teilweise sind in der organischen Masse degenerierte Kerne (*dk*) der Wanderzellen eingeschlossen. Vergr. 368 : 1.

Periostracum aufgenommen werden, konnte auf Schnitten deutlich und einwandfrei festgestellt werden.« Obwohl einige Differenzen vorhanden sind, die in dem Bau dieser Amöbocyten bei der Wanderung vor sich gehen, kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß diese Wanderzellen bei *Mytilus* dieselben Gebilde sind wie die vorher bei *Anodonta* beschriebenen.

An Schnitten durch solche Teile von Epithelien, die sich unter verletzten Stellen regenerierender Schalenteile befanden, ließen sich solche Amöbocyten in sehr großer Zahl beobachten. Moynier de Villepoix schreibt ihnen hier den ersten Schutz des Epithels zu. Bemerkenswert ist ferner, daß sich an Schnitten durch regeneriertes Periostracum in demselben eingeschlossen degenerierte Amöbocyten vorfanden (Fig. 52 *am*), ferner ließen sich in einer jungen Periostracumanlage blau gefärbte unregelmäßige Körper beobachten (Fig. 53 *dk*), welche man sich wohl nur als degenerierte Zellkerne genannter Zellelemente erklären kann, ähnliche Befunde übrigens wie sie neuerdings von A. Rubbel als Einschlüsse von Perlen beobachtet worden sind. Über die eigentliche Bedeutung dieser aus den Epithelien des Mantels austretenden Amöbocyten wird nur eine darauf gerichtete spezielle Untersuchung Aufschluß geben können.

Über Schalenregenerationen.

Neben den Untersuchungen über den Bau der Schale wurden auch Regenerationsversuche an der Schale von *Anodonta cellensis* angestellt, die mit den von A. Rubbel an *Margaritana margaritifera* vorgenommenen Versuchen in ihren Ergebnissen übereinstimmen.

Die Muscheln waren einem Altwasser der Lahn bei Marburg entnommen und wurden nach den Schalenverletzungen in Kästen gesetzt, deren Böden mit einer Schlammschicht bedeckt waren. Die Deckel waren durch Drahtnetze ersetzt, während die Wände zahlreich durchlöchert waren, um die nötige Wasser- und Nahrungszufuhr zu ermöglichen. Am 20. August 1910 wurden die Behälter auf den Grund des Teiches, dem die Muscheln entnommen waren, gesenkt. An den natürlichen Lebensbedingungen war also nicht viel geändert; im Voraus sei bemerkt, daß alle Tiere ihre Schale regenerierten, im Gegensatz zu den Ergebnissen von G. Techow, der an Najaden, die er in Aquarien hielt, keine Erfolge erzielen konnte.

Die Verletzungen der Schale bestanden darin, daß an verschiedenen Stellen derselben am Schalenrand, auf der Mitte und am Ligament kleine Stücke herausgesägt wurden, die mit Kork oder Papier und darübergelegten Celloidin- oder Schellackschichten geschützt waren; einige Stellen blieben unverschlossen. Die Versuchsanordnung war ähnlich derjenigen, die Moynier de Villepoix anwandte. Im ganzen wurden auf diese Weise 21 Muscheln hergerichtet, von denen innerhalb Jahresfrist nur zwei eingingen. Zur Verwendung kamen Muscheln verschiedener Größen, zwischen etwa 80—145 mm Länge. Sie werden in fortlaufenden Nummern nach der Reihenfolge bezeichnet, wie sie in den einzelnen Zeitabständen wieder aus dem Teiche herausgeholt wurden.

Am 30. November 1910, nach einer Dauer von 3 Monaten 10 Tagen, wurden vier Muscheln den Kästen entnommen. Bei der ersten Muschel, die eine Länge von 145,8 mm hatte, war aus dem einen Schalenrande ein Stück von 3 mm Breite und 6 mm Höhe entfernt. Die Stelle war mit Papier und Schellack geschützt. Der andre Schalenrand besaß eine Verletzung von 22 mm Breite und 6 mm Höhe; diese wurde ohne schützenden Verschluß gelassen. Beide Verletzungen der Schalenränder waren nach Ablauf der genannten Frist von innen mit einer Periostracumschicht verschlossen. An den verletzten Stellen zeigten diese Regenerate noch keine Prismenanfänge, während in den angrenzenden Partien solche in Mengen anzutreffen waren, die sich in einer deutlich gegen Perlmutter- und Periostracumschicht begrenzten, hellen, ungefähr 2 mm breiten Zone parallel zum Schalenrande nach dem vorderen und hinteren Ende der Muschel hinzogen. Auf einem Querschliff konnte man sehen, daß das nur aus Periostracum bestehende Regenerat, etwa 2 mm von dem Rande der Bruchstelle an der Perlmutterschicht befestigt war.

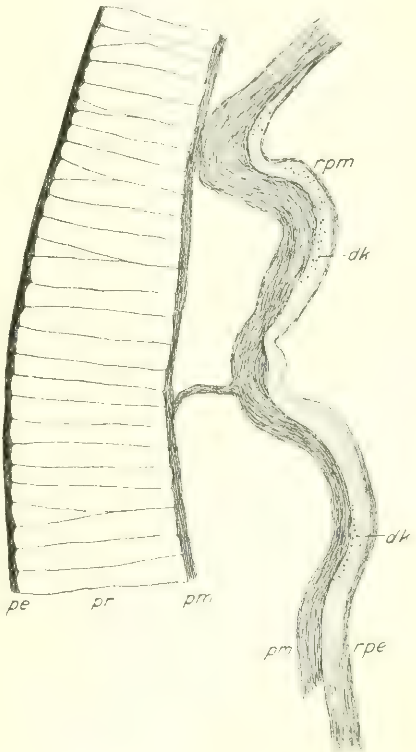


Fig. 53.

Querschnitt durch ein 3 Monate 10 Tage altes Regenerat (*rpe*), das von innen an den Schalenrand der alten Schale angelagert ist. Vergr. 120 : 1.

Besser konnte man diese Verhältnisse an Schnitten beobachten. In Fig. 53 erkennt man, daß das gegen die mit Hämatoxylin blau gefärbte Perlmutterschicht hell hervortretende Regenerat (*rpe*) sich mit dem äußersten Ende als eine feine, gelbe Membran an die Perlmutterschicht ansetzt. Dort sind an der Innenseite schon wieder Perlmutterlamellen (*rpm*) über das Regenerat gelagert. Nach dem Schalenrande hin nimmt es schnell an Dicke zu und erreicht ungefähr die dreifache Stärke des die Schale überziehenden Periostracums.

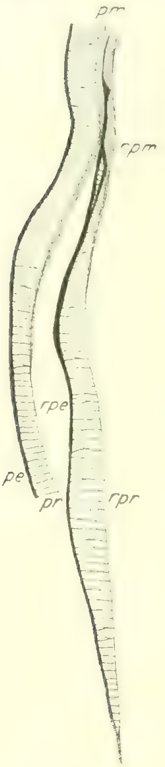


Fig. 54.

Querschnitt durch den Schalenrand mit vollständig ausgebildetem 3 Monate 10 Tage altem Regenerat. Es besteht aus Periostracum (*rpe*), Prismenlage (*rpr*) und Perlmutterschicht (*rpm*). Vergr. 16 : 1.

Die zweite Muschel hatte eine Länge von 117 mm. Aus dem linken Schalenrand war ein Dreieck von 5 mm Höhe und 3 mm Basis entfernt. Die verletzte Stelle war mit Papier und Celloidinschichten verschlossen. Dieses Regenerat war in derselben Zeit am weitesten vorwärts geschritten. Es zeigte sich ein Verschluß von consistenter Beschaffenheit aus Periostracum und Prismenschicht bestehend. Ein Querschnitt (Fig. 54) läßt folgendes erkennen. Wie bei Regenerat 1 ist das neu gebildete Periostracum (*rpe*) an der Innenseite der Schale angelagert; hier ist es aber schon von einer dickeren Perlmutterschicht (*rpm*) überdeckt. An der Innenseite des neu gebildeten Periostracums ist eine Prismenschicht (*rpr*) vollständig ausgebildet, welche die Höhe des alten Schalenrandes schon erreicht und stellenweise überholt hat. Die Dicke des regenerierten Periostracums zeigt ebenfalls größere Stärke als das der alten Schale.

Auf beiden Schalenhälften der dritten Muschel, die eine Länge von 146,3 mm hatte, war aus der Mitte ein Stück von etwa 10 mm Höhe und 2 mm Breite entfernt. Von den zwei Öffnungen, die geschützt waren, hatte noch keine einen vollständigen Verschluß; nur an den Rändern zeigten sich die Anfänge des sich bildenden Regenerates. Dafür hatte das Tier in der rechten Schalenhälfte eine dicke, gelbe Membran ausgeschieden, die sich in der Schale zwischen den beiden Adductoren auf eine Länge von 95 mm ausdehnte und die ganze Höhe der Schale einnahm. Eine derartig umfangreiche Neubildung konnte ich beim Öffnen des Tieres kaum vermuten, so daß die Membran leider in der Nähe der Mantellinie zerriß. Das Regenerat war ungefähr 2 mm vom Rande der Schale an ihrer Innenseite befestigt, außerdem längs des Ligamentes. Im Querschnitt zeigte sich das ansetzende Regenerat am Schalenrande in einem ähnlichen Bilde wie es in Fig. 57 wiedergegeben ist. Es ist wahrscheinlich, daß die organische Membran auch an der Mantellinie im kontinuierlichen Zusammenhange gestanden hat; es würde mithin das Regenerat ein Jugendstadium einer neuen Schale unter der alten darstellen, eine Tatsache, die Moynier de Villepoix (vgl. Taf. XX, Fig. 54) bei *Mytilus* im ausgebildeten Zustand beobachtet hat. Auf dem vorderen unteren Ende des Regenerates befanden sich bis stecknadelkopfgroße Kristalldrusen von sphäritischem Bau (Fig. 55), die wohl als Reservestoffe anzusprechen sind. Gebilde von ähnlichem Aussehen, wie sie Biedermann (vgl. Taf. III, Fig. 17 u. 17*a*) auf einer embryonalen Austernschale angetroffen hat.

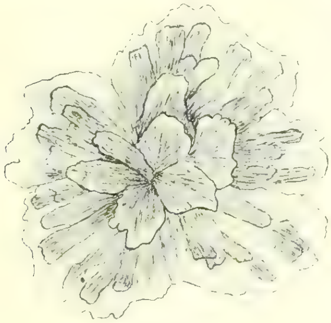


Fig. 55.

Sphärisch gebaute Kristalldruse, die sich in großer Zahl auf einem 3 Monate 10 Tage altem Periostracumregenerat vorfand. Vergr. 92 : 1.

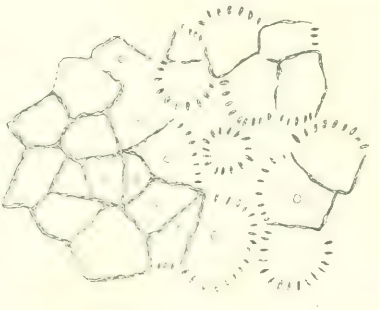


Fig. 56.

Junge Prismenanlagen auf einem 3 Monate 10 Tage altem Regenerat (Flächenansicht) aus der Schalenmitte (entkalkt). Vergr. 280 : 1.

Aus der rechten Schalenhälfte der vierten Muschel, deren Länge 114 mm betrug, war nahe dem Umbo ein Dreieck von 12 mm Höhe und 4,5 mm Grundlinie herausgenommen. Als Schutz diente ein Stückchen Kork, darüber mit Celloidin befestigtes Papier. Von innen war über den Kork eine dunkle, braune Periostracumschicht gelagert, die das Aussehen wie die von Hessling beschriebenen »Ölflecken« zeigte. Die Größe des Regenerates betrug im Durchmesser etwa 16 mm, es war also bedeutend umfangreicher als die verletzte Stelle. Auf einem Teil des abgelösten Regenerates konnte man deutlich den Beginn der polygonalen Felderung der Prismenschicht bemerken. Das Regenerat war leider so fest an der Schale befestigt, daß ich es erst nach

Entkalkung ohne Verletzung loslösen konnte. Nach der Behandlung mit verdünnter Säure waren aber die sphäritischen Strukturverhältnisse der Jugendzustände der Prismen nicht mehr deutlich zu sehen. Wie in Fig. 56 wiedergegeben ist, ließ sich eine strahlige Randkontur der Prismen erkennen, die aber wieder größtenteils bei der fertigen polygonalen Felderung verschwindet. Es sind genau dieselben Bilder, die sich auf den »Ölflecken« beobachten lassen und die ebenfalls mit den Bildungsstadien junger Prismenanlagen am Schalenrande übereinstimmen. In der Mitte jedes Polygones liegt ein centraler, durch seine besondere Lichtbrechung hervortretender Kern. Außerdem konnte man in der Flächenansicht Kalkreservestoffe in verschiedenen Formen von sphäritischem Bau beobachten. Auf einem Querschnitt durch das Regenerat (Fig. 57) bemerkt man, daß das Periostracum (*rpe*) etwa 4 mm vom Rande der verletzten Stelle an die Perlmutterschicht (*pm*) angelagert ist. In der Nähe der Ansatzstelle kann man sehen, daß dort dem Periostracum eine feine Prismenschicht angelagert ist, die jedoch bald aufhört, um sich in der kompakteren Masse der organischen Membran zu verlieren, eine Bildung, die sich häufig an den jüngsten Ansatzstellen von regeneriertem Periostracum beobachten läßt. Die Dicke des Regenerates (*rpe*) übertrifft auch hier wieder um ein Vielfaches diejenige des die Schale überziehenden Periostracums.

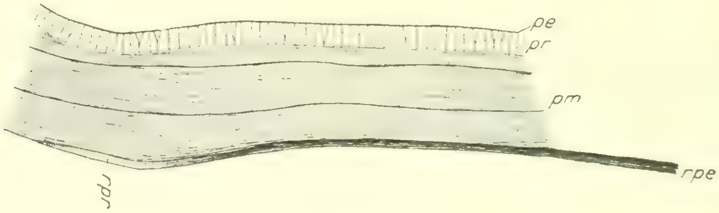


Fig. 57.

Querschnitt durch die Ansatzstelle eines 3 Monate 10 Tage alten Regenerates (*rpe*) aus der Schalenmitte. Vergr. 90 : 1.

Die Eisdecke auf dem Weiher verhinderte vor März neue Proben aus den Kästen zu entnehmen. Am 7. März 1911 wurden fünf weitere Exemplare aus dem Teich entnommen. Sie hatten eine Länge von 90—120 mm. Alle hatten ihre Schale regeneriert, jedoch hatten die Regenerate gegen die $3^1/_2$ Monate vorher untersuchten nur eine sehr geringe Größenzunahme zu verzeichnen, die wohl nur noch in der wärmeren ersten Hälfte des Novembers im vorhergehenden Jahre stattgefunden hatte. Es war also in den kalten Monaten Dezember, Januar und Februar eine Ruhepause im Wachstum eingetreten, wie es auch von Hazay (vgl. S. 154) festgestellt worden ist.

In Fig. 58 ist ein Schnitt, parallel zum Rande, durch eins der ungefähr gleich weit fortgeschrittenen Schalenrandregenerate der fünften, sechsten und siebenten Muschel wiedergegeben. Er zeigt ein sehr stark ausgebildetes Periostracum (*rpe*) mit ansetzender Prismenschicht (*rpr*). Besonders schön war an einer Stelle derselben der Übergang von blau gefärbten Perlmutterlamellen (*rpm*) in die mit Hämatoxylin nicht färbbare Querstreifung der Prismen zu beobachten.

Bei der achten und neunten Muschel waren auf der Mitte der Schale kleine Stückchen entfernt. Das erste dieser beiden Tiere zeigte wie Regenerat 4 als Schalenverschluß eine dicke Periostracumschicht,

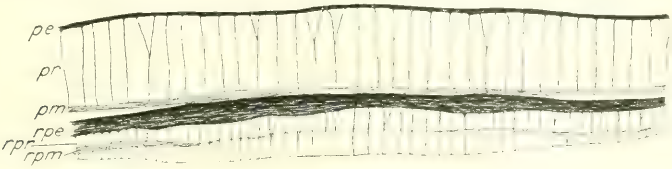


Fig. 58.

Querschnitt (parallel dem Schalenrand) durch ein vollständig ausgebildetes 6 Monate 6 Tage altes Schalenrandregenerat, welches aus drei Schalenschichten besteht (*rpe*, *rpr*, *rpm*). Vergr. 76 : 1.

auf der sich ebenfalls die polygonale Felderung jung angelegter Prismen beobachten ließ. Eine Längenzunahme derselben hatte auch hier nicht stattgefunden, was sich aus dem oben erwähnten Stillstand des Wachstums in den kalten Monaten erklärt.

Ein sehr umfangreiches Regenerat zeigte die neunte Muschel. Aus der Mitte der Schale war ein Rechteck von 10 mm Höhe und 2,5 mm Breite entfernt (Fig. 59 *v*). Als Schutz diente wieder Kork, darüber mit Celloidin befestigtes Papier. Auf der Innenseite der Schale befand sich ein dunkel aussehendes äußeres Regenerat (*ar*), das in seiner größten Ausdehnung etwa 50 mm aufwies und eine Höhe von 25 mm. In dem mittleren frei gebliebenen Teil war ein zweites inneres Regenerat (*ir*) abgelagert, das eine Länge von 20 mm und eine Höhe von 12 mm zeigte. Dies letztere hob sich durch seine hellere gelbbraune Farbe ab. Daß das äußere Regenerat zuerst gebildet war, läßt sich erstens aus der dunkleren Färbung schließen, ferner daraus, daß sich auf dem inneren Regenerat nur ganz spärlich kleinere Kalkkristalle vorfanden. Das darunter liegende Mantelepithel war jedenfalls bei der Schalenverletzung beschädigt worden, so daß gerade an dieser Stelle erst später der Schalenverschluß gebildet werden konnte. Auf dem äußeren Regenerat fanden sich wieder Kalkdrusen sphäritischen Baues, in ähnlichen Rosettenformen, wie sie in Fig. 55 wiedergegeben sind. Stellenweise traten sie in so großer Zahl auf, daß sie sich allseitig berührten, eine kontinuierliche Kalklage bildend. Aus der sphärokristallinischen Form gingen sie auch vielfach in eine polygonale über, die an das Aussehen der polygonalen Flächenstruktur der Perlmutterschicht erinnerte.

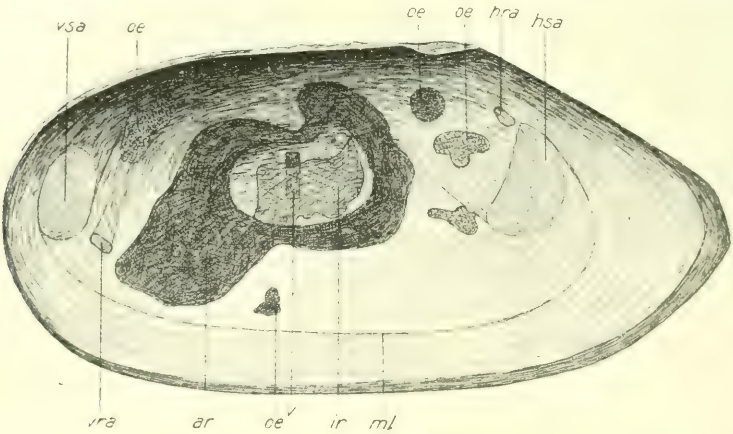


Fig. 59.

Totalansicht eines 6 Monate 6 Tage alten Regenerates, das zwischen den beiden Schließmuskelansätzen (*vsa* u. *hsa*) liegt. Es besteht aus zwei Teilen einem äußeren (*ar*) und einem inneren Regenerat (*ir*). Außerdem befinden sich auf der Schaleninnenseite mehrere Ölflecken (*oe*). $^4/_5$ nat. Größe.

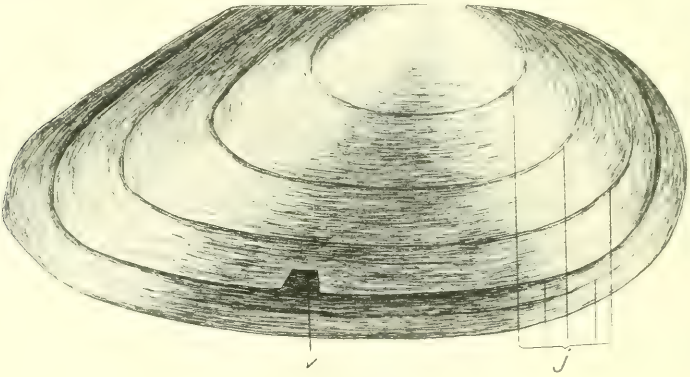


Fig. 60.

Außenansicht einer Schale mit einem 11 Monate 12 Tage altem Randregenerat. Es dehnt sich von der inneren Begrenzung der verletzten Stelle (*v*) bis zum Schalenrand aus. Auf dem Regenerat ist deutlich ein Jahresring (*j*) ausgebildet. $^4/_5$ nat. Größe.

Die übrigen elf Muscheln wurden am 8. August 1911 also nach Jahresfrist aus dem Weiher entnommen. An dreien dieser Tiere, deren Schalenrand verletzt worden war, konnte man den Schalenzuwachs in auffallender Weise erkennen (siehe Fig. 60). Die Länge der Schalen betrug 80—101 mm. Die zehnte Muschel hatte in der Krümmung, vom Wirbel bis zum Schalenrand gemessen, eine Höhe von 64,5 mm, während vom inneren Rand der verletzten Stelle (*r*) bis zum neuen Schalenrande 12 mm zu verzeichnen waren, was fast $^1/_5$ der ganzen Schalenhöhe ausmachte. Die beiden andern Muscheln zeigten ähnlichen Zuwachs. Bei der elften waren die Maßverhältnisse 59,0 mm bzw. 9,5 mm bei der zwölften betrugen sie 52,5 bzw. 8,5 mm. Bei allen drei Schalen bemerkte man etwas entfernt von dem vorjährigen Schalenrand einen Anwachsstreifen, die man auch als Jahresringe bezeichnet hat. HAZAY (vgl. S. 154, 155) stellte fest, »daß während der Ruhe des Schalenrandes namentlich die zarte vorstehende Epidermis (Periostracum) von dem Bodenschlamm angegriffen und durchsetzt wird, so daß der ganze Rand eine dunklere Färbung annimmt. Dieser Umstand macht sich an den Schalen und den dunklen Jahresringen bemerkbar, welche daher ganz richtig als ein jeweiliger Wachstumsabschluß anzusehen sind. Je nach der Bodenbeschaffenheit werden diese sehr natürlich auch mehr oder minder auffallend markiert sein.« Dies findet insofern eine Bestätigung, als tatsächlich alle drei Muscheln innerhalb Jahresfrist auf dem Regenerat einen deutlichen Anwachsstreifen, Jahresring, aufweisen. Der jährliche Zuwachs der Schale ist jedoch sehr verschieden; er ist bekanntlich von mehreren Umständen abhängig, wie z. B. vom Alter des betreffenden Individuums, Kalkgehalt des umgebenden Mediums usf. Bei den Messungen der Größenzunahme derjenigen Muscheln, die sich ein Jahr in dem Teich befunden hatten, ließ sich feststellen, daß jüngere Tiere einen größeren Schalenzuwachs erfahren hatten, als ältere; bei den größten Muscheln war kaum eine Vergrößerung der Schale festzustellen. Diese Beobachtungen stimmen im Grunde mit den während mehrerer Jahre durchgeführten Messungen von HAZAY überein. Auf Grund seiner Untersuchungen kommt er zu dem Resultat, daß *Unio* und *Anodonta* ein Alter von 10 bis 12 Jahren erreichen. Es sei nochmals hervorgehoben, daß als Jahresringe nur stärker hervortretende, in größeren Abständen sich zeigende Anwachsstreifen (Fig. 60 *j*) anzusehen sind, die wie schon oben erwähnt, bei älteren Exemplaren am Schalenrande in engeren Zwischenräumen aufeinander folgen.

Sechs weitere Muscheln, deren durchschnittliche Länge etwa

113 mm betrug, hatten Schalenverletzungen auf der Mitte; bei zwei waren auch dabei kleinere Stückchen der Schließmuskelansätze entfernt. Bei allen Tieren fanden sich Regenerate aus Periostracum, Prismenschicht und Perlmutterschicht vor, und zwar in verschieden weit fortgeschrittenen Stadien. In Fig. 61 ist ein Schliff durch ein solches Regenerat wiedergegeben (*rpe*, *rpr*, *rpm*). Leider waren die Schalenverschlüsse noch so dünn, daß es nicht gelang, dieselben im Zusammenhang mit der alten Schale zu schleifen, sondern sie konnten nur an entkalkten Schnitten zur Darstellung gebracht werden, um die Größenverhältnisse zu zeigen (Fig. 62). An beiden Bildern erkennt man, daß eine sehr starke Periostracumschicht (*rpe*) gebildet ist. Die Stärke der Prismenschicht (*rpr*) steht jedoch gegen die der alten Schale (*pr*) zurück.

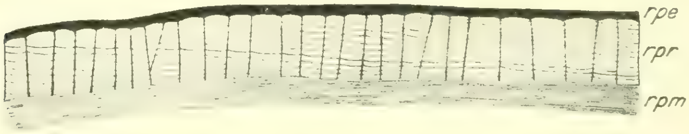


Fig. 61.

Querschliff durch ein vollständiges 11 Monate 12 Tage altes Regenerat von der Schalenmitte. Vergr. 144 : 1.

Bei den zwei Muscheln, an welchen Teile von Schließmuskelansätzen entfernt waren, ließ sich ebenfalls eine Periostracumschicht mit ansetzender Prismenschicht feststellen. Besonders gut konnte man diese Verhältnisse bei einem zufällig gefundenen natürlichen Regenerat beobachten. Leider gelang es auch hier nicht, wegen zu geringer Festigkeit, dasselbe im Zusammenhang mit den alten Schalenteilen zu schleifen. In Fig. 63 sehen wir ein starkes Periostracum (*rpe*) mit sich anschließender Prismenschicht (*rpr*); daran setzt sich, ohne Vermittlung von Perlmuttersubstanz, die besonders für die Muskelansätze charakteristische helle oder durchsichtige Schicht (*rh*), mit teils mehr

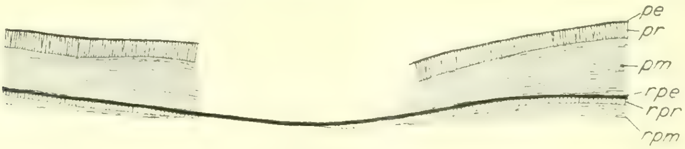


Fig. 62.

Querschnitt (entkalkt) durch ein vollständig ausgebildetes 11 Monate 12 Tage altes Regenerat von der Schalenmitte im Zusammenhang mit der alten Schale. Vergr. 10 : 1.

hervortretender prismatischer Gliederung, teils mehr lamellärer Struktur, die vielfach ineinander übergehen. An einer Stelle ist zum zweiten Male Periostracum mit sich anschließenden Prismen gebildet.

Zuletzt seien noch die Regenerate erwähnt, die sich nach Verletzung des Ligamentes erzielen ließen. Diese Tiere unterlagen nur einer Regenerationsdauer vom 5. März 1911 bis zum 8. August desselben Jahres.

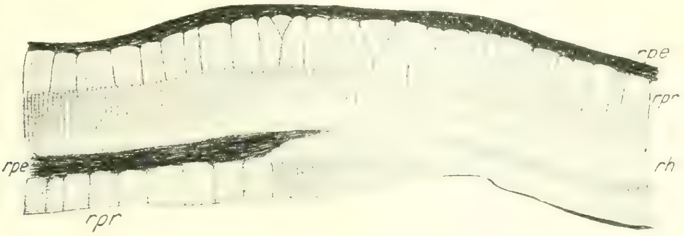


Fig. 63.

Querschliff durch regenerierte helle Schicht (*rh*) eines Schließmuskelansatzes. Vergr. 144 : 1.

An drei älteren Schalen, die eine durchschnittliche Länge von 120 mm hatten, wurden Stücke des hinteren und vorderen Teiles des Ligamentes entfernt, von der Breite desselben und 4 mm Länge. Die Stellen wurden mit Papier und Celloidinschichten geschützt. Nach Ablauf der 5 Monate war bei allen drei Muscheln ein Regenerat in Gestalt eines starken Periostracums (Fig. 64 *rpe*) eingetreten, trotzdem der schützende Verschluß, jedenfalls infolge der Bewegung der sich öffnenden und schließenden Schale, überall verloren gegangen war. An den verletzten Stellen wölbte sich das Regenerat (*rpe*) halbkreis-

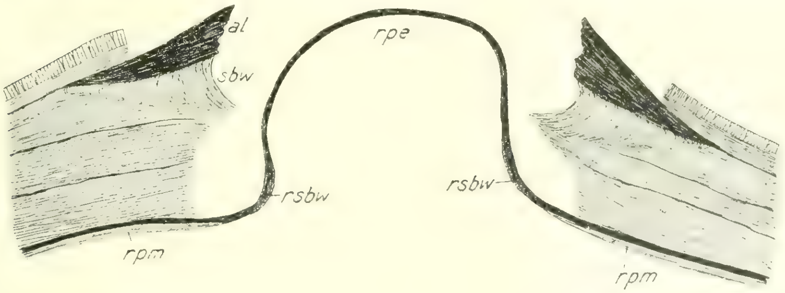


Fig. 64.

Querschnitt durch ein 5 Monate altes Ligamentregenerat (*rpe*). An den Stellen, wo es nach der Schalenaußenfläche ausbiegt, sind die ersten Anfänge der sich regenerierenden Schloßbandwälle zu bemerken. Vergr. 10 : 1.

förmig, der Form der darunter liegenden Mantelnaht entsprechend, nach außen. Seitlich verlief es, an die Innenseite der Schale befestigt, ein Stück an derselben entlang und wurde dort von einigen Perlmutterlamellen (*rpm*) überlagert. An der Innenseite des Regenerates sehen wir bei *rsbw* auch schon eine schmale prismatische Gliederung, die wohl der faserigen Struktur des alten Schalenbandwalles (Fig. 42 *sbw*), dem Übergang von Schale zum inneren Ligamentband entspricht. Die vollständige Bildung dieser Ligamentteile mit späterer Anfügung des elastischen Bandes wäre wohl hier nur eine Frage der Zeit gewesen.

Aus den vorliegenden Untersuchungen geht hervor, daß das ganze Außenepithel des Mantels imstande ist, verschiedene Schalenschichten zu produzieren, eine Vermutung, die schon TULLBERG (vgl. S. 35) im Anschluß an die »braunen Schichten« in der Perlmutterschicht bei *Margaritana* ausgesprochen hat. Im Gegensatz zu W. STEMPELL (vgl. S. 701) muß man nach den gemachten Versuchen an *Margaritana* und *Anodonta* daran festhalten, daß am Mantelrand sowie auf der gesamten Mantelaußenseite gleiche Produkte entstehen können. Besonders ist noch hervorzuheben, daß auch das Haftepithel der Muskelansätze, das sonst nur helle Schicht bildet, und das Epithel der Mantelnaht befähigt sind, das Produkt ihrer Secretion zu wechseln. So ist auch wohl die Trennung in specifische Conchyolin- und Kalkzellen, wie sie MOYNIER DE VILLEPOIX betont, nicht so streng aufzufassen. Eine Umwandlung des Inhaltes der unter den Regeneraten liegenden Epithelzellen ließ sich nicht feststellen. An Schnitten durch das Mantelnahtepithel, das sich unter einem Ligamentregenerat befand, konnte man im angrenzenden Bindegewebe, dasselbe fast vollständig verdeckend, die schon von RUBBEL an andern Stellen des Mantelepithels erwähnten kleinen, gelben, stark lichtbrechenden Kügelchen von der Periostracumsubstanz ähnlichem Aussehen beobachten, die vielleicht beim Aufbau des Periostracums mitbenutzt werden. Tatsächlich ließen sich auch außerhalb der Epithelien an den Regeneraten solche Conchyolinkügelchen bemerken (Fig. 52 *cok*), die auch noch bei ausgebildeten Schalen am Periostracum und an den Prismenscheidewänden anzutreffen sind und schon oben von F. MÜLLER als »matt bläuliche Kügelchen« beschrieben worden sind.

Die Ansicht von VILLEPOIX, die er im Anschluß an auskeilende Prismenschichten (vgl. S. 482) und an ein von ihm zufällig gefundenes Ligamentregenerat (vgl. S. 491) kundgibt, daß nämlich bei dem letzteren die spezifischen Conchyolinzellen der postnymphealen Grube durch Bewegung der ganzen Mantelnaht nach der Stelle verlagert werden, wo die Regeneration stattfinden soll, dürfte nach den vorliegenden Untersuchungen kaum zu halten sein.

An allen Stellen der verletzten Schalen haben wir bei den Neubildungen Regenerate mit den normalen Bestandteilen der Schale angetroffen. Überall jedoch fand sich die Periostracumschicht besonders stark ausgebildet, da sie einzig für die kalkigen Bestandteile der Schale einen sicheren Schutz gegen die zerstörenden Einflüsse kalkarmer Gewässer bietet.

Über Schalenbildung.

Bei der Besprechung der Schalenbildung kann nur auf die wesentlichsten Punkte derselben hingewiesen und nur solche ergänzt oder berichtigt werden, die durch die angestellten Versuche über Schalenregeneration bewiesen sind. Im übrigen muß ich auf die ausführlichen Arbeiten MOYNIER DE VILLEPOIX, STEMPELL, BIEDERMANN und RÖMER hinweisen, die sich näher mit den chemisch-physikalischen Problemen bei der Schalenbildung beschäftigt haben.

Es ist heute keine umstrittene Tatsache mehr, daß alle Teile der Schale als Produkt der anliegenden Epithelien des Mantels aufzufassen sind. Subepithelialen Drüsen, wie sie THIELE am Mantelrande bei *Arca* festgestellt hat und deren Gesamtheit er als »Drüse des Periostracums« bezeichnet, dürften wohl kaum eine allgemeine Bedeutung bei der Bildung der organischen Schalensubstanzen zukommen. Bei *Anodonta* lassen sich wenigstens am Mantelrande solche Anhäufungen subepithelialer Drüsen nicht nachweisen.

EHRENBAUM gelangt nach seinen Untersuchungen zu der Ansicht, daß alle Schalenteile von den Epithelien durch den Prozeß der Secretion oder Ausschwitzung erzeugt werden. TULLBERG dagegen vertritt die Anschauung, daß an den Stellen, wo Tier und Schale sehr fest und innig zusammenhängen, die Bildung auf eine andre Art und Weise stattfindet. Es erfolgt hier eine allmähliche chemische Metamorphose der distalen Zellabschnitte in Schalensubstanz. RAWITZ äußert sich in gleicher Weise bei der Bildung des Periostracums in der Mantelrandfalte. Ebenso hat MOYNIER DE VILLEPOIX bei den Zellen der Mantelnaht von *Anodonta* einen allmählichen Übergang der oberflächlichen Zone dieser Zellkörper in die Fasern des inneren Ligamentes beobachtet. Den unbedingten Vorzug hat diese von den letzten Autoren ausgesprochene Ansicht aus dem Grunde gegenüber der einfachen Secretion, daß nämlich bei dieser Umwandlung der distalen Zellenabschnitte, der an diesen Stellen erforderliche feste Zusammenhang zwischen Weichteilen und Schale gewahrt bleibt. Demnach findet diese chemische Metamorphose der oberflächlichen Teile in Periostracum nur an dem niedrigen, kubischen Epithel der Mantelrandfalte statt (Fig. 6 *nep*). Die gegenüberliegenden hohen Cylinderzellen (*hep*) verstärken die organische Substanz durch Anlagerung von sehr feinen Membranen, die sich öfters an Schnitten durch diesen Teil zwischen Weichteilen und Schale beobachten lassen. Aus der Dickenzunahme des Periostracums, zwischen dem Mantel- und Schalenrande, läßt sich ohne weiteres schließen, daß der am äußersten Ende gelegene Teil des Mantelaußenepithels (Fig. 6 *aep*) an der weiteren Verstärkung der die Schale bedeckenden organischen Membran mitbeteiligt ist.

Eine weitere Frage ist es, wie wir uns den Secretionsmodus an den Stellen vorzustellen haben, der bei der weiteren Verdickung des Periostracums von den hohen Cylinderzellen (Fig. 6 *hep*) und den Zellen des Mantelaußenepithels und ferner bei der Bildung der organischen Lamellen der Perlmutterschicht vorkommt, also an allen den Teilen der Schale, wo kein inniger Zusammenhang zwischen dieser und Weichkörper, stattfindet. TULLBERG und EHRENBAUM sind der Ansicht, daß an diesen Stellen Secret in flüssiger Form an die alten Schalenteile angelagert wird mit nachträglicher Erhärtung. Demgegenüber steht die von HUXLEY geäußerte Erklärung, daß an die Schale cuticulaähnliche Membranen gelagert werden. Sehr berechtigt macht STEMPELL den Einwurf, »daß es in der Tat ja auf den ersten Blick nicht recht zu verstehen ist, wie eine an der Oberfläche der Zellen vollkommen fertig gebildete Schicht nachträglich an der Schale befestigt werden soll.« Er modifiziert deshalb die Ansicht HUXLEYS dahin, »daß an den genannten Stellen mehr oder weniger bestimmt geformte aber noch ganz weiche Membranen, wie man sie oft an der Innenseite frischer Schalen vorfindet, vom Epithel abgestoßen werden, daß aber außerdem noch flüssige Secretprodukte entstehen, welche in den Zwischenräumen jener Membranen erstarren und zusammen mit ihnen die einheitliche Schale aufbauen« (vgl. S. 671). Von dem Vorhandensein solcher Membranen und weniger bestimmt geformter Secretmassen kann man sich auf geeigneten Schnitten durch den Mantelrand überzeugen. Einer derartigen Erklärung muß man sich auch bei dem Zustandekommen der organischen Lamellen der Perlmutterschicht um so mehr anschließen, da man sich sonst kaum an diesen feinen Membranen die Oberflächenabdrücke ganzer Zellenkomplexe erklären könnte, wie wir sie schon früher kennen gelernt haben (Fig. 28). Solche Bilder können doch wohl nur dadurch entstanden sein, daß tatsächlich zwischen den ausgeschiedenen Secreten, die schon bestimmtere Formen von weichen Membranen besitzen mußten, und dem Mantelepithel ein wenn auch lockerer Zusammenhang bestanden hat.

Wahrscheinlich nehmen auch bei der Bildung des Periostracums und der organischen Bestandteile der Prismenschicht die gelben Conchyolinkügelchen teil, die wir dort schon früher kennen gelernt haben (Fig. 17, 18, 19 *cok*). Sie gelangen, wie es am Ende des vorigen Kapitels angedeutet wurde, wohl aus dem Bindegewebe in das Epithel, aus dem sie MOYNIER DE VILLEPOIX heraustreten sah und wie sie dann mit feinen organischen Membranen verschmelzen. Auch an jungen Periostracumregeneraten kann man stets diese Kügelchen beobachten, wie sie im Begriffe sind mit dessen jüngsten Lamellen zu verschmelzen (Fig. 52 *cok*). Dort, wo wir diese Conchyolinkügelchen an den Prismenscheidewänden der fertigen Prismenschicht stark hervortreten sahen, waren sie wohl im Überschuß vorhanden, entsprechend wie wir bei Kalküberschuß größere Ansammlungen von Kalkkristallen feststellen konnten.

Die erste Grundlage der Schale ist stets die organische Substanz, der dann Kalk in verschiedenen Formen an- beziehungsweise eingelagert wird. MOYNIER DE VILLEPOIX betont, daß, wenn das kalkliefernde Secret die Epithelzellen verlassen hat, dasselbe nur rein mechanischen Einflüssen, der Kristallisation unterliegt. Nach BIEDERMANN sind ebenfalls »unter allen Umständen, ob homogen kristallinisch ob sphäritisch gebaut, die Prismen der Lamellibranchier als Produkte eines spezifischen Kristallisationsprozesses anzusehen, wie nicht minder auch die Kalkschichten der Perlmuttersubstanz«. Doch ist er »weit davon entfernt zu glauben, daß mit dem sicheren Nachweis, daß Kristallisationsprozesse bei der Bildung der Kalkschichten der Schalen die wesentlichste und wichtigste Rolle spielen, alle Schwierigkeiten behoben seien, welche einer mehr ins einzelne gehenden Erklärung der feineren Schalenstrukturen entgegen stehen. Vielmehr erscheinen dieselben eher noch gesteigert, wenn wir uns nicht noch auf den formbestimmenden Einfluß der lebendigen Zellen berufen können« (vgl. S. 140). Dagegen steht die Ansicht STEMPELLS, daß die kalkbildenden Secrete außerhalb der Zellen nur dem formbestimmenden Einfluß derselben unterworfen sind. Die bei den Prismen vorkommenden sphärokristallinischen Strukturen machen jedoch einen rein mechanischen Kristallisationsprozeß wahrscheinlicher.

Der Ansicht BIEDERMANNS, daß die Prismen als Säulen übereinandergeschichteter scheibenförmiger Sphäriten in ihrer ganzen Länge aufzufassen sind, können wir aber weniger beistimmen. Demnach müßte man auch an Querschliffen, welche durch die tiefer gelegenen Regionen der Prismenschicht geführt sind, sphäritische Strukturen immer nachweisen können, die aber nur in den obersten Zonen an den nach dem Periostracum zugewandten Teile der Prismen, vorhanden sind. Dagegen erklärt uns Römer den Bau der Prismen in befriedigenderer Weise. »Jedes Prisma erscheint in seiner Totalität wie ein langes prismatisches Stück, das aus einem großen Sphärokristall längs eines Radius herausgeschnitten wurde. Nach dieser Ansicht Bütschlis repräsentiert demnach jedes Prisma einen unvollständig ausgebildeten Sphärokristall. Daß die Sphärokristalle der einzelnen Prismen so unvollständig ausgebildet sind, rührt daher, daß gleichzeitig und dicht nebeneinander die Anfänge der einzelnen Prismen oder Sphärokristalle gebildet wurden, die bald seitlich aufeinanderstießen und sich so gegenseitig in der weiteren Ausbildung hemmten; nur an ihren inneren Enden vermochten sie einseitig weiter zu wachsen« (vgl. S. 453 und Textfig. 2). »Natürlich geht aus dieser Auffassung hervor, daß die äußere Form der Prismen gar nichts mit eigentlichen Kristallformen zu tun hat, sondern wie schon Bütschli bemerkte, das Ergebnis des Zusammenstoßes von Sphärokristallen ist, eine Erscheinung, die ja bei Sphärokristallen so häufig beobachtet wird« (vgl. S. 454).

In bezug auf die Bildungsweise der Perlmuttersubstanz kann es für Biedermann gar nicht zweifelhaft sein, »daß das ganze Mantelepithel mit Ausnahme einer Randzone, welche die prismenbildenden Zellen umfaßt, aktiv beteiligt ist und zwar direkt formgebend, indem jede einzelne Zelle eine der Fläche ihres freien Endes entsprechenden Bezirk der betreffenden Perlmutterlamelle bildet« (vgl. S. 42). Schon früher ist auf die Unähnlichkeit der Zellenoberflächenabdrücke und der polygonalen Felderung der Perlmutterschicht an ihrer Innenfläche hingewiesen worden (vgl. Fig. 26, 27 u. 28). Deshalb werden wir hier mehr der Ansicht Römers zuneigen müssen, nach dem es für die so dünnen Perlmutterblättchen dagegen richtiger erscheint, »sie als ganz dünne Sphäritenscheiben aufzufassen, um so mehr als konzentrische Strukturen an ihnen häufig beobachtet werden« (vgl. S. 454). Bestärkt wird diese Ansicht dadurch, daß ich allmähliche Übergänge sphärokristallinischer Strukturen in die polygonale Felderung der Perlmuttersubstanz an einem Regenerat beobachten konnte (siehe S. 434).

Wir haben gesehen, daß die Prismen stets an Periostracum angelagert werden, so daß niemals Prismenlagen ohne diese organische Grundlage entstehen können. Im Verlaufe der Untersuchungen lernten wir die Gebilde kennen, welche uns von MOYNIER DE VILLEPOIX als »globules jaunâtres« beschrieben worden sind, und die wir isoliert am Periostracum des Mantelrandes und ferner als Mittelpunkt der sphärokristallinischen Anlagen der Prismen eingeschlossen, wiederfanden. Vielleicht stellen diese Gebilde einen Konzentrationspunkt dar, um den sich der Kalk in der oben beschriebenen Weise in Form von Sphärokristallen anlagert. Gerade auf jüngeren Teilen von Regeneraten, die nur aus Periostracumsubstanz bestanden, ließen sich, ehe die geringste Andeutung junger Prismenanlagen zu bemerken waren, solche »globules jaunâtres« in Mengen auf denselben feststellen. Diese Befunde lassen wohl eine größere Wahrscheinlichkeit der erwähnten Bedeutung dieser Gebilde zu.

MOYNIER DE VILLEPOIX und BIEDERMANN sind der Ansicht, »daß man entsprechend den drei verschiedenen Schalenschichten, Periostracum, Prismenschicht und Perlmutterlage auch drei verschiedene Zonen des Mantelepithels unterscheiden kann, von denen jede durch besondere specifische Eigentümlichkeiten ihrer Elemente befähigt erscheint, eine gewisse Schalenschicht und zwar nur diese zu erzeugen« (vgl. BIEDERMANN S. 30). Das Vorhandensein dieser drei Epithelzonen muß man zugeben, die allerdings nur bei dem normalen Dickenwachstum die verschiedenen Schalenschichten getrennt produzieren. Jedoch sind bestimmte Grenzen, durch welche diese Zonen scharf voneinander geschieden wären, nicht vorhanden, ebensowenig wie wir in der Schale die drei entsprechenden Schichten streng voneinander getrennt vorfanden, sondern im Gegenteil alle möglichen Übergänge feststellen konnten. Nach den Ergebnissen der Regenerationen am Schalenrande muß man die Ansicht BIEDERMANNS berichtigen, daß die verschiedenen Zonen imstande seien, nur eine bestimmte Schalenschicht zu bilden, ebenso wie die Erklärung von MOYNIER DE VILLEPOIX, die dieser im Anschluß an die Neubildung von Periostracum bei Regenerationen am Schalenrand macht. Es soll sich der Mantelrand, nach der Loslösung des Periostracums von demselben, hinter die verletzte Stelle zurückziehen, damit die Periostracum bildende Zone imstande sei, dort die neue organische Membran an die Schale anzulagern. Eine solche Verschiebung der Mantelteile ist nicht notwendig, da alle Stellen des Epithels der Manteloberfläche befähigt sind, je nach Bedarf das Produkt ihrer Secretion zu wechseln. Die Erklärung BIEDERMANNS, die er im Anschluß an Schalenregenerationen bei *Helix* gibt, und die er auch ohne weiteres auf die Lamellibranchiaten überträgt, daß nämlich niemals vom Epithel der Manteloberfläche Cuticulasubstanz mit den Eigenschaften des normalen Periostracums abgeschieden werden könne, ist wohl genügend durch die Resultate meiner Schalenregenerationen widerlegt, wonach bewiesen werden konnte, daß alle Teile der Manteloberfläche, auch diejenigen, welche für gewöhnlich die Perlmutterlage bilden, befähigt sind, normales Periostracum mit ansetzender Prismenschicht zu bilden. Eine derartige Fähigkeit, das Produkt der Secretion zu wechseln, erklärt uns auch leicht am Schalenrande die Bildung der treppenartig übereinander gelagerten Abteilungen, die durch schräg in die Prismenlage einstreichende Periostracumschichten voneinander getrennt sind. Wie früher festgestellt wurde, findet in den kalten Monaten eine Ruhepause in dem Wachstum der Schale statt. Im Frühjahr wird nun zuerst von dem Außenepithel des Mantelrandes nach dem Innern der Schale auf eine kürzere oder weitere Strecke an die Prismenschicht der vorhergehenden Wachstumsperiode eine Periostracumlage angelagert, die natürlich an dem freien Schalenrande mit der organischen Substanz, welche in der Mantelrandfalte entsteht, um die äußerste Schalenschicht zu bilden, im Zusammenhang steht. Dieser Periostracumlage wird dann von demselben Epithel wieder eine Prismenlage angelagert, die weiter nach dem Innern der Schale öfters als auskeilende Prismenschichten zu beobachten sind. Bei jungen Anodontenschalen liegen nun diese Abteilungen weiter auseinander, da in den einzelnen Wachstumsperioden noch ein größerer Längenzuwachs einer ununterbrochenen Prismenlage erfolgt, während bei Schalen älterer Tiere, deren Jahresringe infolge weniger starker Zunahme am Rande näher zusammengedrängt liegen, auch im Querschliff eine entsprechend schnellere Aufeinanderfolge der Jahresproduktionen zu verzeichnen ist.

Was die Bildung der durchsichtigen Substanz anbetrifft, so können wir uns wohl kaum aus dem oben schon erwähnten Grund der Ansicht Tullbergs verschließen, daß die helle Schicht auch durch Umbildung der distalen Zellenabschnitte entsteht, ebenso wie Moynier de Villepoix die Entstehung des inneren, elastischen Ligamentbandes beobachtet hat. Bei beiden Schalenteilen erfolgt nachträglich durch das anliegende Epithel eine mehr oder weniger starke Verkalkung. Die früher erwähnte verschiedene Reaktionsfähigkeit der organischen Substanz der Perlmutterlage und der hellen Schicht läßt vielleicht darauf schließen, daß bei der letzteren auch die äußersten Enden der an die helle Schicht herantretenden Muskeln bei dem Aufbau der organischen Bestandteile derselben durch Umbildung mitbeteiligt sind.

Die Anregung zu dieser Arbeit gab mir mein hochverehrter Lehrer

Herr Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, dem ich für seine jederzeit bereite Unterstützung meinen herzlichsten Dank ausspreche. Ferner bin ich Herrn Prof. Dr. C. Tönniges und Herrn Privatdozenten Dr. W. Harms zu großem Dank verpfichtet.

Zusammenfassung.

Die Periostracumsubstanz, welche die äußerste Schalenschicht bildet, wird von den Epithelzellen der Mantelrandfalte und von einem Teil der sich anschließenden Epithelzellen der Mantelaußenseite gebildet. Die organische Substanz des äußeren unelastischen Ligamentbandes entsteht als Produkt der Mantelnahtzellen, die unter der postnymphealen Grube gelegen sind. Ferner ist das gesamte Mantelaußenepithel imstande, organische Substanz mit den Eigenschaften des normalen Periostracums zu bilden.

Außerdem ist in besonderen Fällen das gesamte Außenepithel des Mantels befähigt, Prismenschicht zu erzeugen, nachdem die Bildung einer organischen Grundlage in Form von Periostracumsubstanz vorausgegangen ist.

Gewissermaßen als Konzentrationspunkt jeder einzelnen Prismenanlage dient stets ein gelb bis braun aussehendes, rundliches Gebilde, das wiederum aus kleinen periostracumähnlich aussehenden Teilchen zusammengesetzt erscheint.

Die Perlmutterschicht, die gewöhnlich der Prismenschicht angelagert wird, trägt vorzugsweise zur Verstärkung der kalkigen Bestandteile der Schale bei. Sie wird vom größten Teil des Epithels der Manteloberfläche gebildet.

Als besondere Schalenschicht ist wohl die helle Schicht aufzufassen. Sie entsteht gewöhnlich an den Muskelansätzen der Schale und zwar unabhängig von andern Schalenschichten, im Gegensatz zur Prismenschicht, die nur auf einer organischen Grundlage, in Form von Periostracumsubstanz, sich bilden kann.

Die auf der Schalenaußenseite in größeren Abständen und stärker hervortretenden Streifen, die nahezu konzentrisch verlaufen, sind als jeweiliger Abschluß einer bestimmten Wachstumsperiode aufzufassen. Sie stellen die Jahresringe der Muschel dar. Die gleiche Bedeutung haben wohl die am Hinterende des Ligamentes, besonders bei älteren Tieren gut sichtbaren parallelen Streifen, die in gewissen Abständen quer über das äußere Ligamentband von einer zur andern Schalenklappe verlaufen.

Alle Teile der Schale, sowohl Schalenrand wie Schalenmitte, Muskelansätze und Ligament, können bei entsprechenden Verletzungen regeneriert werden. Bei allen Schalenregeneraten finden sich stets die normalen Bestandteile der entsprechenden Stellen der Schale vor, und zwar werden die verschiedenen Schalenschichten Periostracum, Prismenschicht, Perlmutterschicht bzw. helle Schicht oder inneres Ligamentband, alle nacheinander von dem anliegenden Epithel der verletzten Stelle gebildet, infolge der Fähigkeit, je nach Bedarf, verschiedene Schalenschichten zu produzieren.

Marburg, im Februar 1912.

Literaturverzeichnis.

1. W. Biedermann, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Muschel und Schneckenschalen. In: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVI. 1900.
2. De Bournon, Traité complet de la chaux carbonatée et de l'aragonite. Londres 1808. Im Auszug von Noegerrath in Wiegmanns Archiv 1849.
3. Bowerbank, On the structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. In: Transact. of the Microsc. Society. London 1844.
4. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. 1862.
5. C. de Bruyne, De la phagocytose observée sur le vivant dans les branchies des Mollusques lamellibranches. In: Compt. Rend. Hebdom. des Séances de l'Acad. des Sciences. T. 116. 1893.
6. O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.
7. — Referate Nr. 677 und 694. In: Zool. Centralbl. 1901.
8. W. B. Carpenter, On the microscopic structure of shells. In: Report of the British Assoc. 1844.
9. S. Clessin, Deutsche Exkursions-Mollusken-Fauna. Nürnberg 1876.
10. E. Ehrenbaum, Untersuchung über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1884.
11. C. W. v. Gümbel, Über die Beschaffenheit der Molluskenschalen. Brief an Dames. In: Zeitschr. der deutsch. Geol.-Ges. 1884.
12. Fritz Haas, Die Najaden des Oberrheins vom Diluvium bis zur Jetztzeit. In: Abhdl. von der Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. XXXII. 1910.
13. J. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest. In: Malac. Bl. N. F. Bd. IV. III. biol. Teil, herausgeg. von S. Clessin. Kassel 1881.
14. Fr. Dav. Hérissant, Eclaircissement sur l'organisation jusqu'ici inconnue d'une quantité considérable de productions animales, principalement des coquilles des animaux. In: Hist. de l'Acad. des Sciences. Année 1766. Paris 1776.
15. Th. v. Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859.
16. Th. H. Huxley, Tegumentary organs. In: Todd, Cyclop. of Anat. and Phys. London 1859. Vol. V.

17. NATH. V. KÖNIGSBORN, Untersuchungen über nicht cellulare Organismen. Berlin 1877.

18. FR. LEYDIG, Über Cyclas cornea Lam. In: Arch. f. Anat. Physiol. und wiss. Medizin, herausgeg. von JOH. MÜLLER. Berlin. Jahrg. 1855.

19. TH. LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 27. Monographie. 1902.

20. MÉRY, Remarques sur la moule des Estangs. In: Hist. de l'Acad. des Sciences Année 1710. Paris 1716.

21. FELIX MÜLLER, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. In: Zool. Beiträge von A. SCHNEIDER. 1885.

22. W. NEUMAYR, Zur Morphologie des Bivalvenschlosses. In: Sitzber. der Math.-Naturw. Klasse der Kais. Akad. der Wiss. Bd. LXXXVIII. Hft. 2. Wien 1884.

23. B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen. Jena 1888.

24. RENÉ RÉAUMUR, Eclaircissement de quelques difficultés sur la formation et l'accroissement des coquilles. In: Mém. Hist. de l'Acad. des Sciences. Année 1709. Paris 1711.

25. — De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques soit de mer soit de rivière. In: Ibid. Année 1709. Paris 1716.

26. O. M. REIS, Das Ligament der Bivalven. In: Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturkunde. Jahrg. 58. Stuttgart 1902.

27. O. RÖMER, Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV. 1903.

28. G. ROSE, Über die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. In: Abhdl. d. Akad. der Wiss. Berlin 1858.

29. A. RUBBEL, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel. In: Zool. Anz. Bd. XXXVII. Nr. 819. 1911.

30. — Über Perlen und Perlenbildung bei Margaritana margaritifera nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXXII. 1911.

31. CAMILLO SCHNEIDER, Lehrbuch der vergl. Histologie der Tiere. Jena 1902.

32. R. STMMA, Über die Muskelinsertionen an dem Chitin bei den Arthropoden. In: Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

33. W. STEMPELL, Über die Bildungsweise und das Wachstum bei Muschel und Schneckenschalen. In: Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

34. G. TECHOW, Zur Kenntnis der Schalenregenerationen bei Gastropoden. In: Arch. f. Entwicklungsmech. der Organismen. Bd. XXXI. Hft. 2. 1910.

35. JOH. THIELE, Über die Molluskenschale. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 1893.

36. T. TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. In: Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. XIX. Nr. 3.

37. MOY. DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. In: Journ. de l'Anat. et de la Phys. Paris. 28. Année. 1893.

38. W. WEGE, Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus. In: Zool. Jahrb. Bd. XXX. Abt. f. Zool. u. Physiol. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärungen.

aep, Außenepithel des Mantels;
al, äußeres Ligamentband;
am, Amöbocyten;
apr, auskeilende Prismenschicht;
ar, äußeres Regenerat;
bi, Bindegewebe;
bz, Becherzellen;
cok, Conchyolinkügelchen;
dk, degenerierte Kerne von Amöbocyten;
dm, dorsaler Mantelschlitz;
drz, drüsenartig aussehende Zellen im Grunde der Mantelrandfalte;
f, Periostracumfalten;
gb, gelbe Ballen;
gl, gelbe strukturierte Körperchen (globules jaunâtres);
h, helle Schicht;
hep, hohes Cylinderepithel der Mantelrandfalte;
hr, Hinterrand der Schale;
hra, Ansatzstelle des hinteren Fußretractors;
hsa, Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels;
i, Intercellularraum;
iep, Epithel der Mantelinnenseite;
il, inneres Ligamentband;
ir, inneres Regenerat;
j, Jahresring;
mhep, Mantelhaftepithel;
ml, Mantellinie;
mnep, Mantelnahtepithel;
mrf, Mantelrandfalte;
nep, niedriges Epithel der Mantelrandfalte;
oe, Ölflecken;
pe, Periostracum;
pel, Periostracumleisten, die in das Prismeninnere vorspringen;
pep, prismenbildende Epithelzone;
pi, Pigment;
pm, Perlmutterschicht;
pn, postnympheale Grube;
pr, Prismenschicht;
rh, regenerierte helle Schicht;
rpe, regeneriertes Periostracum;
rpm, regenerierte Perlmutterschicht;
rpr, regenerierte Prismenschicht;
rsbw, regenerierter Schloßbandwall;
rv, ringförmige Verdickungen der Prismenscheidewände;
sbw, Schloßbandwall;
sch, Schild der Schale;
ur, Unterrand der Schale;
v, verletzter Schalenteil;
vr, Vorderrand der Schale;
vra, Ansatzstelle des vorderen Fußretractors;
vsa, Ansatzstelle des vorderen Schließmuskels;
w, Schalenwirbel.

Paramoebenstudien.

(*P. pigmentifera* Grassi und *P. chaetognathi* Grassi.)

Von

C. Janicki.

Privatdozent und Assistent an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Mit 4 Figuren im Text und Tafel VI—IX.

Im Jahre 1881 hatte G. B. Grassi zwei parasitische Amoeben, *A. chaetognathi* Gr. und *A. pigmentifera* Gr. aus der Schwanzleibeshöhle von Chaetognathen beschrieben und zwar auf Grund von Untersuchungen, welche in Kleinenbergs Laboratorium in Messina ausgeführt worden waren (18). Die für ihre Zeit an trefflichen Beobachtungen reiche Arbeit Grassis umfaßt die Morphologie der Amoeben sowie gewisse Phasen aus dem Entwicklungscyclus, vor allem geißeltragende Jugendformen (»elementi flagelliferi«) und deren angebliche Bildung. Besonderes Interesse schien die eine der genannten Formen zu bieten, *A. pigmentifera*: sie führt neben dem Kern «un così detto ocello», einen großen, von schwarzem Pigment überdeckten, augenähnlichen Körper.

Während meiner Studien im Laboratorium des Herrn Prof. Grassi in Rom bin ich auf diese in Chaetognathen parasitierenden Amoeben aufmerksam gemacht worden. Auf mein Gesuch ist mir vom Kais. Russischen Unterrichtsministerium ein Arbeitsplatz an der Zoologischen Station in Neapel vom März bis Juli v. J. überlassen worden und ich widmete mich daselbst in erster Linie der Untersuchung der genannten Parasiten. Der Leitung der Zoologischen Station in Neapel spreche ich für alle Förderung meiner Arbeit, insbesondere für die oft mühsame Materialbeschaffung, meinen verbindlichsten Dank aus.

Zum Zweck einer weiteren Ausdehnung meiner diesbezüglichen Studien habe ich durch freundliche Vermittlung des Herrn Prof. Grassi Gelegenheit gehabt mehrere Wochen lang im Hochsommer im Laboratorium des Regio Comitato Talassografico in Ganzirri bei Messina zu arbeiten. Herrn Prof. Grassi auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank!

Der ständige Wohnort der Amoeben ist, wie gesagt, die Schwanzleibeshöhle, wo die männlichen Keimzellen des Wirtstieres ihre Entwicklung im flottierenden Zustand durchmachen; außerdem werden die Amoeben in den Samenblasen, bis dicht vor deren äußeren Öffnung, angetroffen. Sehr viel seltener findet man die Amoeben in der Rumpfleibeshöhle; Grassi bemerkt zu diesem letzteren Aufenthalt mit Recht: «Ritengasi però che, quando ne sono nel celoma del tronco, non mancano quasi mai nella cavità caudale» (18, S. 185). Der Übergang der Amoeben von der Schwanz- in die Rumpfleibeshöhle geschieht vielleicht, gemäß einer Vermutung von Grassi, unter Durchbruch des feinen, zwischen beiden angebrachten Dissepiments. Als Ausnahme schließlich habe ich hier das Vorkommen der Amoeben (es handelt sich um die Species *pigmentifera*) auch in der Kopfleibeshöhle der Sagitta, an den Kopfmuskeln herumkriechend, zu verzeichnen; in diesem Fall ist die Schwanzleibeshöhle frei von Amoeben gewesen, hingegen ließen sich im Kopf außer den Amoeben auch Spermatozoen, offenbar von Sagitten, nachweisen. Im Darm erinnere ich mich nicht Amoeben gesehen zu haben, und auch Grassi tut davon keine Erwähnung.

In Übereinstimmung mit Grassi hebe ich hervor, daß vor dem Eintritt der männlichen Geschlechtsreife die Parasiten in keinem Fall zu finden sind. So konnte ich denn auch bei der großen *Spadella hexaptera* während der Monate, auf welche sich meine Untersuchungen erstreckten, niemals eine Infektion feststellen. Grassi gibt folgende vier Arten von Pfeilwümern an, welche er, seitdem seine Aufmerksamkeit auf die Amoeben gelenkt worden war, in der Meerenge von Messina infiziert fischen konnte: *Spadella inflata* Gr., *Sp. bipunctata* Quoy et Gaimard, *Sp. serratodentata* Krohn und *Sagitta Claparèdi* Gr. Doch vermutet Grassi, daß die Amoeben auch sechs andre Species von Sagitten, welche in der Meerstraße von Messina heimisch sind, infizieren.

Aus eigner Erfahrung möchte ich zunächst die Beobachtung Grassis bestätigen, daß die beiden parasitischen Amoeben in auffallender Weise auf verschiedene Species der Wirtstiere verteilt sind; ob freilich diese Scheidung durchaus streng durchgeführt wird, wie es Grassi will, kann ich zurzeit nicht sicher entscheiden. Nach meinen Beobachtungen ist *P. pigmentifera* für *Sp. inflata* Gr. charakteristisch, während *Sp. bipunctata* mit Vorliebe *P. chaetognathi* beherbergt, was freilich mit Grassis Angaben sich nicht genau deckt. Die im Golf von Neapel häufigste Form, *Sp. serratodentata* Krohn, erwies sich trotz ihrer stets vollständig erreichten Geschlechtsreife als konstant frei von Parasiten. *Sp. inflata*, welche relativ sehr häufig mit *P. pigmentifera* infiziert erscheint, tritt im Golf von Neapel namentlich nach starkem Scirocco auf, offenbar ist hohe See ihr eignes Gebiet. *Sp. bipunctata* ist im Golf von Neapel eine Seltenheit, und dementsprechend ist es auch *P. chaetognathi*. Die Zusammensetzung der Sagittenfauna in der Straße von Messina ist nicht unwesentlich anders als im Golf von Neapel; vor allem gehört dort die kleinere *Sp. serratodentata* nicht zu vorherrschenden Formen, was ohne weiteres günstigere Verhältnisse zum Studium der parasitischen Amoeben mit sich bringt. Für die Quantität der Sagittenausbeute bieten ferner die Meeresströmungen bei Ganzirri und beim Faro die besten Bedingungen. — In Prozentzahlen die Häufigkeit der Infektion wiederzugeben fällt sehr schwer, weil außerordentlich wechselnde und schwer mit irgendwelchen äußeren Bedingungen vereinbare Verhältnisse obwalten. Im allgemeinen ist der Prozentsatz der in Neapel infizierten *Sp. inflata* ziemlich hoch; schon eine Ausbeute von etwa bloß zehn Sagittenexemplaren wird sicher ein infiziertes Tier enthalten. Hingegen fällt wieder die Seltenheit dieser Chaetognathenspecies im Golf von Neapel erschwerend für die Untersuchung in die Wagschale. In der Straße von Messina habe ich ungefähr den gleichen Prozentsatz angetroffen. Zweimal habe ich bei Ganzirri (Ende Juni und am 22. Juli 1911) in einem enorm reichen Fang von Sagitten keine Infektion vorgefunden, trotzdem die Species die gleichen gewesen sind, welche sonst die Amoeben beherbergen. Derartige Befunde, mit genauen meteorologischen sowie Strömungsangaben verknüpft, könnten vielleicht für das Auffinden des Infektionsmodus, der mir noch dunkel geblieben ist, von Belang sein. In Anbetracht der schwankenden Infektionsbefunde ist es mir nicht möglich näher auf das Vorkommen der Infektion bei sämtlichen, namentlich nicht bei den selteneren Chaetognathenarten einzugehen.

Im ganzen muß ich das Vorkommen der Amoeben als ein seltenes bezeichnen; wenn hingegen freilich ein infiziertes Tier gefunden wird, so ist die Anzahl der Amoeben in demselben meistens recht beträchtlich. So mußte ich mit dem mir zur Verfügung stehenden Material recht sparsam umgehen, und das war auch der Grund, warum ich die Untersuchung im lebenden Zustand sowie Anwendung von mikrochemischen Reaktionen zugunsten des Festhaltens der eigentümlichen Parasiten auf konserviertem Präparat zum Teil vernachlässigen mußte. Als Untersuchungsmethoden kamen somit in erster Linie Ausstrichpräparate auf Deckglas unter Einschränkung auf gut bewährte Vorschriften in Betracht. Im Einzelnen werde ich auf die angewandten Methoden im Laufe der Darstellung zurückkommen.

Schon die ersten von mir angefertigten Präparate hatten mir gezeigt, daß in den Parasiten von Chaetognathen die Gattung *Paramoeba* Schaudinn vorliegt, worüber im lebenden Zustand sich kein Entscheid treffen läßt. Bekanntlich ist zurzeit von dieser interessanten Gattung nur eine einzige im Meer freilebende, von Schaudinn beschriebene Species, *P. eilhardi*, verzeichnet (47); mit dieser werde ich die parasitischen Formen mehrfach zu vergleichen haben[1].

Spezieller Teil.

1. Bau beider Paramoeba-Arten.

Die Gestalt der Amoeben ist meistens rundlich bis unregelmäßig oval (Taf. VI, Fig. 1 u. 2); besonders *P. pigmentifera* nimmt außerdem oftmals stab- bzw. fingerförmige Gestalt an (Fig. 1*b*, 3*c*), wie das schon Grassi in der allgemeinen Charakteristik der Amoeben hervorhebt und abbildet. Die Größe variiert innerhalb ziemlich weiter Grenzen; bei *P. pigmentifera* beträgt der mittlere Durchmesser 0,034 mm, *P. chaetognathi* ist stets etwas kleiner und mißt etwa 0,027 mm. Außer diesen typischen Amoeben werden bei *P. chaetognathi* nicht selten auch viel kleinere Individuen angetroffen, deren Durchmesser etwa die Hälfte von demjenigen der vorherrschenden Formen ausmacht; ihre oft mehr oder weniger gestreckte Gestalt im gefärbten Präparat weist auf starke Beweglichkeit während des Lebens hin (Fig. 6)[2].

Das Plasma ist bei beiden Arten im lebenden Zustand durch außerordentlich starke Körnelung charakterisiert. Ein Ectoplasma ist bei ruhenden Amoeben kaum zu unterscheiden, deutlich tritt hingegen dasselbe als hyaline homogene Schicht während der in der Regel trägen Bewegung der Amoeben auf, d. h. bei der Bildung von plumpen Vorwölbungen des Randes oder beim Entsenden kleiner, tentakelartiger Pseudopodien: beide bestehen ausschließlich aus Ectoplasma. Die reichliche Granulation des Entoplasmas läßt am Leben außer einigen Vacuolen, die nicht contractil sind, keine feinere Struktur des Plasmas durchblicken. Die verschiedenartigen Körner des Entoplasmas schildert GRASSI nach dem Leben wie folgt. «I granelli sono tondi, assai rifrangenti a riflesso lievemente giallognolo; e, se sono un po' grossi, hanno un contorno brunastro. La loro grandezza è indeterminata; questa indeterminazione si verifica anche pei granelli d'un medesimo individuo; in cui inoltre non sono mai uniformemente sparsi» (18, S. 186).

---

[1] Ob die von Craig in einer mir unzugänglichen Arbeit beschriebene *P. hominis* aus dem Darm des Menschen auf den Philippinen (6) wirklich zur Gattung *Paramoeba* gehört, erscheint mir sehr zweifelhaft; ich teile die Meinung Dofleins, daß, wenn sich Craigs Angaben bestätigen, eine neue Gattung geschaffen werden muß (11, S. 603).

[2] Bezüglich der Größe der in Fig. 6 abgebildeten Form beachte man, daß die hier angewandte Vergrößerung viel stärker ist als diejenige der Fig. 3*a*, *b* und *c*.

Nach meinen Beobachtungen ist die Plasmagranulation besonders stark bei *P. chaetognathi* entwickelt. Sie wird von stark lichtbrechenden, runden, annähernd gleich großen Körnern gebildet, welche sehr zahlreich im ganzen Plasma zerstreut erscheinen; fast immer lassen sich aber ein bis drei etwa maulbeerartig geformte Gruppen von Körnern beobachten. Diese letzteren stehen, wie ich vorgreifend bemerken will, in keinerlei Beziehung zum Nebenkörper, worüber gefärbte Präparate Aufschluß geben. Dank wohl den besonderen Lichtbrechungsverhältnissen der geschilderten Körner erscheint das Körperplasma bei der in Rede stehenden Species im Ganzen viel dunkler, als das bei *P. pigmentifera* der Fall ist. Meine anfängliche Befürchtung, die — wie ich jetzt weiß, viel seltenere — *P. chaetognathi* zwischen den mannigfachen Zellelementen in der Schwanzleibeshöhle der Sagitten übersehen zu haben, da sie kein so augenfälliges Merkmal trägt, wie die *P. pigmentifera* es in ihrem eingangs genannten »ocello« besitzt, hatte sich in der Folge als nichtig erwiesen; eben die auffallend dunkle Plasmafärbung schließt es aus, bei einiger Übung die Amoebe unter den im ganzen ähnlich gestalteten Spermatogonien- bzw. Spermatocytengruppen nicht zu bemerken. — Auch SCHAUDINN hebt für *P. eilhardi* das dunkle Aussehen des Protoplasmas hervor und schreibt dasselbe den zahlreichen eingeschlossenen Granulationen zu.

Zum Studium des feineren Baues des Protoplasmas ist das Hinzuziehen konservierten und gefärbten Materials unerläßlich. Bezüglich des Ectoplasmas zeigen auch gefärbte Präparate nicht viel; dasselbe ist meist nur schwach vertreten, ja vielfach kommt es überhaupt nicht zur Geltung. Nur bei den vorhin genannten kleineren Formen von *P. chaetognathi* ist dasselbe in der Regel sehr deutlich entwickelt; färberisch läßt sich das Ectoplasma in diesem Fall kenntlich machen, indem es u. a. bei Färbung mit Eisen-Hämatoxylin und nachfolgender Behandlung mit Eosin den letztgenannten Farbstoff im Gegensatz zum Endoplasma regelmäßig nicht aufnimmt (Taf. VI, Fig. 6).

Mehr Beachtenswertes bietet hingegen das übrige Plasma der

Paramoeben auf gefärbten Präparaten. Erst jetzt überzeugt man sich von der weitgehenden Vacuolisation des gesamten Endoplasmas. Die Vacuolen sind von rundlicher bis ovaler Gestalt, seltener erscheinen sie durch gegenseitigen Druck schwach polyedrisch. Sie entsprechen den »Flüssigkeitsvacuolen« SCHAUDINNS bei *P. eilhardi.* Ein deutlicher Unterschied zwischen größeren centralen und kleineren randständigen Vacuolen, wie das bei der letztgenannten Species der Fall ist, läßt sich bei den parasitischen Formen nicht verzeichnen. Daß die Vacuolen nicht etwa Kunsterzeugnisse infolge der Einwirkung des Konservierungsmittels sind, dürfte u. a. schon daraus hervorgehen, daß dieselben sowohl bei Verwendung der SCHAUDINNschen Lösung wie des HERMANNschen Gemisches übereinstimmend zum Vorschein kommen; auch nach Pikrinessigsäure-Behandlung fehlen sie nicht, bleiben aber freilich bei der schwachen Affinität des Plasmas zu dem in diesem Fall angewandten Boraxcarmin viel weniger deutlich. — Die meisten der von mir beigegebenen Figuren sind geeignet über die in Rede stehenden Vacuolen Aufschluß zu erteilen.

Inwiefern die großen Vacuolen der beiden Paramoebenarten, wie übrigens auch diejenigen von *P. eilhardi,* als Ausdruck einer elementaren Wabenstruktur aufzufassen wären, möchte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wahrscheinlicher dürfte es sich aber um eigentliche Zellorganellen handeln, welche weit über etwaigen Einheiten der Elementarstruktur stehen. Daß dieselben nicht contractil sind, wurde schon oben nach eigner Beobachtung in Übereinstimmung mit GRASSI erwähnt. Die Vacuolen sind ferner entschieden nicht in gewöhnlichem Sinne als Nahrungsvacuolen anzusprechen; der von SCHAUDINN gebrauchte Ausdruck »Flüssigkeitsvacuolen« erscheint mir bei seiner Indifferenz passender. Trotzdem dürften dieselben bei der Aufnahme fester Nahrung zu echten Nahrungsvacuolen werden, und zwar durch Zusammenfließen von mehreren, weil Nahrungsvacuolen in der Regel umfangreicher sind als Flüssigkeitsvacuolen.

Als Nahrung dienen den beiden Paramoebenarten männliche Keimzellen der Sagitten von verschiedenen Entwicklungsstufen, wie solche während der männlichen Reife in der Schwanzleibeshöhle sich regelmäßig vorfinden. Damit hängt das schon eingangs erwähnte Vorkommen von Amoeben nur zur Zeit der männlichen Geschlechtsreife ihrer Wirte zusammen. Während es aber freilich bei *P. pigmentifera* ein Leichtes ist auf gefärbten Präparaten die gekennzeichneten Nahrungselemente von Nahrungsvacuolen umschlossen im Körperplasma zu finden, fällt es in der Regel schwer das Gleiche für *P. chaeto-*

gnathi zu konstatieren. Diese auffallenden negativen Befunde lassen sich vielleicht zunächst am ungezwungensten durch besonders rasche und energische Verdauungstätigkeit von *P. chaetognathi* erklären. Außerdem aber dürfte wohl hier bestimmt die Flüssigkeit, in welcher die Samenfäden und ihre Entwicklungsstadien flottieren, direkt ernährend wirken. — Sonst enthält die Schwanzleibeshöhle von Sagitten keine andern Inhaltsbestandteile, welchen ernährende Bedeutung zukommen könnte. Bakterien sind nach meiner Beobachtung keine vorhanden und lassen sich auch innerhalb des Körperplasmas von Amoeben keine nachweisen.

Zu den Flüssigkeitsvacuolen selbst zurückkehrend, mag nochmals wiederholt werden, daß dieselben im Ectoplasma, soweit ein solches sich überhaupt deutlich abhebt, fehlen. In manchen Fällen, während der Bewegung der Amoebe, können die beiden Teile, d. h. das vacuolisierte Endoplasma und das vacuolenfreie Ectoplasma voneinander sehr deutlich als zwei aufeinander folgende Abschnitte des Amoebenkörpers geschieden sein, wie das Fig. 3*c* veranschaulicht. Unter bestimmten nicht näher feststellbaren Bedingungen zeigt *P. chaetognathi* einen peripheren, mit Delafields Hämatoxylin stärker färbbaren, nicht vacuolisierten Plasmabelag, der sich deutlich von dem centralen vacuolisierten Hauptplasma des Körpers abhebt; es handelt sich gewöhnlich um abgerundete Amoeben, welche auf den ersten Blick cystenähnlich aussehen, eine bloße Ähnlichkeit, die bei genauerem Zusehen sich als unbegründet erweist. Es ist sehr wenig wahrscheinlich, daß dieses in gewissen Fällen zutage tretende dichte Randplasma mit dem echten Ectoplasma, welches in der Regel nur wenig entwickelt erscheint, zu identifizieren wäre. Die Bedeutung dieser abgerundeten Amoebenformen ist mir noch unklar geblieben. — Die Vacuolisierung fehlt bei den früher genannten kleineren Formen von *P. chaetognathi* sei es gänzlich, sei es daß dieselbe nur sehr schwach angedeutet ist.

Die schon im Leben mehr oder weniger deutlich sichtbaren reichhaltigen Einschlüsse des Plasmas erweisen sich beim Studium des konservierten Materials als mindestens von zweierlei Art. Es ist in der Regel nicht möglich sämtliche Inhaltsgebilde auf einem Präparat zu Gesicht zu bekommen; erst durch Anwendung verschiedener Methoden gewinnt man Einsicht in diese recht komplizierten Zustände. Zunächst fallen bei Sublimatkonservierung und Färbung mit Delafields Hämatoxylin feine, regelmäßig verteilte Granulationen an der Umgrenzung der eben geschilderten Flüssigkeitsvacuolen auf. Diese Befunde gelten übereinstimmend für beide Paramoebenarten. Die

Granula sind untereinander in der Größe nur wenig verschieden, die Farbe gibt ihnen einen tief dunkelblauen Ton. Die meisten der von mir gegebenen Figuren illustrieren das Gesagte. Die genaue Lage dieser Körnchen in der Umgebung der Vacuole läßt sich nicht immer leicht feststellen; doch erlauben besonders günstige Fälle zu erkennen, daß die Granula sowohl außerhalb des eigentlichen Vacuolenhäutchens, also im Endoplasma, vorkommen, wie auch, daß dieselben die innere Fläche der Vacuole selbst auskleiden. Außer dieser in weiter Verbreitung anzutreffenden Ausbildung der Granula ist hier ein feiner, in derselben Weise sich färbender Staub im Umkreis der Vacuolen zu erwähnen, ein Zustand, der gewiß als Vorstufe zu dem eben Dargestellten aufgefaßt werden soll. Im übrigen Endoplasma, unabhängig von den Begrenzungsflächen der Vacuolen, werden derartige oder größere Granula nur ausnahmsweise angetroffen, — das gilt für den hier zum Ausgangspunkt benutzten stark vacuolisierten Zustand der Paramoeben. Die eben geschilderte Anordnung der Granula erlaubt wohl den Schluß zu ziehen, daß dieselben im Endoplasma an dem Vacuolenhäutchen entstehen, dieses letztere durchwandern und so an die innere Fläche zu liegen kommen. Diese Schlußfolgerung wird dadurch bestätigt, daß in einem bestimmten Zustand der Amoeben neben den peripheren Körnchen in der Vacuole ein einzelnes, größeres, centrales vorgefunden wird, das offenbar durch Zusammenfließen der kleinen Granula seinen Ursprung nimmt (Fig. 19). Dieses centrale Korn wächst immer weiter an Größe, und schließlich liegt es allein in der Vacuole, die randständigen Granula sind nicht mehr zu finden. Nicht immer hat das centrale Korn eine regelmäßige Gestalt, manchmal erscheint es in Zacken und Fortsätze ausgezogen, so daß die ganze Granulation mehr schlackenartigen Charakter annimmt.

Neben derartigen Phasen in der Bildung der Granula werden speciell bei *P. chaetognathi* in den kleineren, schon mehrfach genannten, Amoeben mit dichterem Plasma sehr große, runde bis ovale Körner von dem gleichen färberischen Verhalten und durchaus homogenem Aussehen angetroffen, welche allem Anschein nach direkt im Plasma liegen (Fig. 7); diese Körner stehen an Größe hinter kleineren Flüssigkeitsvacuolen andrer Individuen oft nur wenig zurück. Amoeben mit solchen groben und stark färbbaren Granulationen nehmen sich im Präparat recht auffallend aus.

Nach einer anderen Richtung hin geht die extreme Entwicklung der Granula bei *P. pigmentifera*. Es handelt sich um einige wenige nach der vollendeten Gametenbildung übrigbleibende Amoeben, deren

Plasma meist aufgequollen und abnorm gelockert erscheint und deren Kerne wie Nebenkörper in einem gänzlichen, übrigens schwer analysierbaren, Zerfall begriffen sind. Diese Amoeben nun sind über und über mit Inhaltsgebilden gefüllt, welche sich mit DELAFIELDS Hämatoxylin stark färben und welche ohne Zweifel eben auf die geschilderten Granulationen sich zurückführen lassen. Sie erscheinen in zweierlei Form: als dichte, homogene, grobe Körner, sowie als kernähnliche aus mehreren feinen Granula zusammengesetzte Körper. Beide Arten von Einschlüssen zeigen gegenüber sonstigen zelligen Elementen in dem gleichen Präparat, so auch gegenüber den Gameten, in ihrer Färbung einen Stich ins Rötliche oder Violette, woraus vielleicht auf ihre schwach saure Natur geschlossen werden kann. — Solche Exemplare von *P. pigmentifera* sind entschieden in Degeneration und gänzlicher Auflösung begriffene Formen. Der Versuch, die stark färbbaren Inhaltskörper mit der Kernbildung für die Gametengeneration in Zusammenhang zu bringen, mußte endgültig, trotz manchem anfänglichen Zweifel und mancher Verlockung, aufgegeben werden.

Damit komme ich auf die Natur der Granulationen zu sprechen. Dieselben sind sicher kein Chromatin, wie das vielleicht beim ersten Anblick der DELAFIELDS Hämatoxylinpräparate geurteilt werden könnte. Von Pikrinessigsäure nach BOVERI werden diese Körnchen aufgelöst und treten somit auf derartig fixierten und mit Boraxcarmin gefärbten Präparaten nicht zum Vorschein, im Gegensatz zu sonstigem Chromatin von *Paramoeba* selbst sowohl, wie von allerlei übrigen zelligen Elementen in dem gleichen Präparat (Fig. 4 und Taf. VIII, Fig, 20*b* und 23). Ferner gelangen sie bei Eisen-Hämatoxylinfärbung nach Konservierung in SCHAUDINNscher Lösung gleichfalls nicht zur Darstellung (Fig. 6, 9; Taf. VII, Fig. 14*b*; Taf. VIII, Fig. 21). Außer dem Versagen dieser sonst das Chromatin mitfärbender Farbstoffmittel ist zu erwähnen, daß keinerlei Beziehungen zwischen den in Rede stehenden Granula und dem Kern festzustellen waren. — Mit Fettsubstanzen haben die Granulationen entschieden nichts Gemeinsames; sie bleiben unsichtbar — wenigstens als allgemeine Regel — auf Präparaten, wo sonstiges in *Paramoeba* vorhandenes Fett durch die Behandlungsweise deutlich zum Ausdruck kommt. — Mit einigem Vorbehalt will ich auf die Ähnlichkeit mit den sogenannten metachromatischen Körperchen, wie diese in der neueren Zeit namentlich durch die Arbeiten GUILLIERMONDS bekannt geworden sind, hinweisen (20). Sehr wünschenswert wäre freilich in dieser Beziehung die Ausführung der vitalen Neutralrotreaktion, welche ich noch nachzuholen habe. Die Reaktionen, welche im konservierten Zustand durch die gebräuchlichen Farben erzielt werden, stimmen im wesentlichen mit den von GUILLIERMOND für metachromatische Körper gemachten Angaben überein; bei verschiedenen Objekten sind allerdings die betreffenden Reaktionen nicht immer die gleichen. Daß die metachromatischen Körperchen in Vacuolen eingeschlossen vorkommen, läßt sich aus GUILLIERMONDS Resultaten entnehmen. Bekanntlich werden die fraglichen Körper von dem genannten Autor als Reservestoffe aufgefaßt; in dieser Hinsicht wäre es von Interesse, das Schicksal der kleineren Formen von *P. chaetognathi* mit stark entwickelten färbbaren Kugeln zu kennen. Die Hypothese A. MEYERS, die Körperchen, die er übrigens mit dem Namen Volutin belegt, bestünden aus einer Kombination der Nucleinsäure mit einer unbekannten Base (39), gewinnt speziell im vorliegenden Fall an Interesse, wenn man bedenkt, daß die Nahrung der parasitischen Paramoeben gewiß überreich an Nucleinsubstanzen ist. Nach Untersuchungen von ROSENBUSCH an Trypanosomen (17) sowie von ERDMANN an Sarcosporidien (12) scheinen Beziehungen der metachromatischen Körperchen zur Kernsubstanz vorzuliegen; ja, ROSENBUSCH, welcher die Körperchen bei *Tr. lewisi* beobachtet und deren Charakter als Volutin hervorhebt, fügt schließlich hinzu: »Vorerst wollen wir sie als Chromidien bezeichnen« (17, S. 280).

In meinem Fall liegt, wie schon gesagt, kein Grund vor, die Granulationen aus dem Kern abzuleiten. Es dürfte hier auch kaum die Beobachtung von PRANDTL bei Degenerationszuständen von *Amoeba proteus* zu verwerten sein, wonach die Chromidien die bemerkenswerte Eigenheit haben, »daß sie sich den Nahrungsvacuolen stets mit großer Vorliebe dicht anlagern« (42, S. 286). Nicht wenig Übereinstimmung läßt sich hingegen beim Vergleich mit dem Verhalten der »Endoplasmakörnchen« im Umkreis der Nahrungsvacuole am Grunde des Schlundes von *Paramaecium* nach NIRENSTEINS Untersuchungen konstatieren. Auch hier liegen die Körnchen, welche sich übrigens mit Neutralrot deutlich darstellen lassen, ursprünglich außerhalb des Vacuolenhäutchens, diesem eng angeschmiegt; sie durchwandern in der Folge die Vacuolenhaut und kommen an deren innere Oberfläche zu liegen; gleichzeitig wird jedes einzelne Korn größer und es treten auch Verschmelzungen der Körner untereinander ein. Später unterliegen die Granula der Auflösung (41a, S. 467—478, Taf. XV). Trotz der übereinstimmenden Züge bleibt es sehr fraglich, ob die angeführten Erscheinungen bei *Paramaecium* bzw. *Paramoeba* überhaupt gleicher Natur sind; es muß wiederholt werden, daß in dem mir vorliegenden Fall keine direkten Beziehungen zwischen dem Auftreten der Körnchen und Nahrungsaufnahme festzustellen sind. — Bei der Deutung als Reservekörner wären die in Rede stehenden Granulationen mit entsprechenden Gebilden von *Actinosphaerium* nach neueren Untersuchungen BOROWSKYS (1) zu vergleichen. — Schließlich soll die Möglichkeit, es lägen Excretkörner vor, nicht von der Hand gewiesen werden. Irgendwelche direkte Beziehungen zwischen Granulabildung und Verarbeitung von Nahrungskörpern ließen sich nicht feststellen. Wie dem auch sei, zur definitiven Klärung der Frage sind weitere mikrochemische Untersuchungen im lebenden Zustand notwendig[1].

Als zweite Art von Plasmaeinschlüssen kommt bei beiden Paramoebenarten echtes Fett vor. Dasselbe läßt sich nur mit osmiumsäurehaltiger Flüssigkeit (HERMANNsche Lösung im vorliegenden Fall) nachweisen, und zwar sowohl nach DELAFIELDS- wie nach Eisenhämatoxylinfärbung. Die von Osmiumsäure gebräunten Fettkugeln treten in sehr verschiedener Größe auf, im Maximum können sie den Flüssigkeitsvacuolen an Ausdehnung ungefähr gleich kommen; doch bleiben sie immer rund und scheinen in keiner Abhängigkeitsbeziehung zu den Vacuolen zu stehen. — Fettkugeln sind auch bei *P. eilhardi* von SCHAUDINN beschrieben worden.

Eine besondere Modifikation von Fettsubstanzen dürfte speziell bei *P. chaetognathi* in den schon früher erwähnten im Leben stark lichtbrechenden Inhaltsgebilden vorliegen, welche zum Teil einzeln im

---

[1] Leider bin ich erst während des Druckes, durch Untersuchungen anderer Art dazu geführt, auf die in der Arbeit REICHENOWS über *Haematococcus* enthaltenen Beiträge zur Kenntnis des Volutins aufmerksam gemacht worden. Hätte ich die Angaben dieses Autors früher berücksichtigt, so würde ich mich bestimmter für die Natur der Körner als metachromatische Körperchen bzw. Volutin ausgesprochen haben. Daß die Ursprungsstätte des Volutins im Protoplasma erblickt wird, gibt mir bis zu einem gewissen Grade Gewähr für die Richtigkeit meiner diesbezüglichen Aussage. Von besonderem Interesse sind mir aber die Beobachtungen REICHENOWS betreffend Verbrauch der großen Volutinkörner bei der Erschöpfung der Nährlösung. Die Auflösung des Volutins findet in diesem Fall von innen heraus statt, und »die äußere Schale zerfließt zu kleinen Tröpfchen, so daß wir schließlich das eigentümliche Bild in einem Kreise gelegener kleiner Volutinkörner erhalten....« (vgl. ED. REICHENOW, Untersuchungen an *Haematococcus pluviatilis* usw. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte, Bd. XXXIII, 1910, S. 27). Sollte die von mir für einzelne Stadien im Verhalten färbbarer Körner gegebene Succession vielleicht gerade im umgekehrten Sinne zu denken sein? Ich kann mich zu dieser Annahme nicht gut entschließen, weil ich bei *P. pigmentifera* niemals die Vacuolen vollständig von färbbarer Substanz erfüllt gesehen habe. — Bezüglich der Prioritätsfrage in der Namengebung — ob Volutin oder »corpuscules metachromatiques« — mögen andere entscheiden.

Plasma zerstreut, zum Teil zu den genannten etwa maulbeerförmigen Conglomeraten vereint angetroffen werden. Dieselben sind gleichfalls nur nach Fixierung in einem Osmiumsäuregemisch darstellbar und treten in diesem Fall als kleine, mit einer bräunlichen gekörnelten Membran umgebene helle Bläschen auf, welche meist zu mehreren anscheinend durch eine Art Knospung zusammenhängen und in der Regel etwa an zwei oder drei Stellen im Plasma zu traubenförmigen Strukturen zusammentreten (Fig. 5). Sehr wahrscheinlich sind diese Gebilde, welche —wie nochmals erwähnt werden mag — an Sublimat- und Pikrinessigsäurepräparaten fehlen, mit den scharf konturierten, unregelmäßig eckigen Körnern zu homologisieren, welche SCHAUDINN bei *P. eilhardi* nach dem Leben beobachtet hatte: »dieselben sind doppeltbrechend, haben einen grüngelblichen Schimmer und liegen häufig zu Conglomeraten vereinigt; sie lösen sich leicht in Mineralsäuren und dürften Excretkörnchen sein, wofür besonders ihre Ähnlichkeit mit den durch SCHEWIAKOFFS Untersuchungen bekannt gewordenen Excretkörnern von *Paramaecium* spricht« (47, S. 33, 34).

Nach meinem Dafürhalten kommt den zuletzt geschilderten Inhaltskörpern im Plasma von *P. chaetognathi* fettartiger Charakter zu; damit möchte ich aber nicht ausschließen, daß auch Excretstoffe denselben beigemengt sind, und halte diese Vermutung sogar für sehr wahrscheinlich. Echtes Fett kommt ja außerdem noch, wie schon dargestellt, sowohl *P. chaetognathi* wie der zweiten parasitischen Art zu. — Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die dunklere Farbe des Plasmas bei *P. chaetognathi* sehr wahrscheinlich auf besonderem Lichtbrechungsvermögen der geschilderten Conglomerate beruht. In dieser Hinsicht ist es von Interesse nochmals hervorzuheben, daß die in Rede stehenden Plasmaeinschlüsse bei *P. pigmentifera* fehlen, d. h., sie fehlen in der eben beschriebenen Gestalt und Anordnung. Es ist hingegen sehr naheliegend in den Pigmentkörnern von *P. pigmentifera*, welche bei dieser Species den Nebenkörper ständig begleiten, ein in der Hauptsache analoges Plasmaprodukt zu erblicken. Von diesen Pigmentkörnern werde ich weiter unten bei Besprechung des Nebenkörpers berichten. — Bekanntlich sind in der neueren Zeit Beziehungen der Mitochondrien zu Liposomen nachgewiesen worden, indem die charakteristischen Reaktionen auf Mitochondrien eben durch die Gegenwart von Fettsubstanzen bedingt sein sollen (REGAUD, FAURÉ-FREMIET). Ob die geschilderten Conglomerate von *P. chaetognathi*, welche freilich, wie gesagt, bereits am Leben sichtbar sind, in diese Kategorie von Plasmaeinschlüssen einzubeziehen wären, entzieht sich zurzeit der Beurteilung. — In wie weit das Plasma von *P. chaetognathi* mit dem u. a. von R. Hertwig bei verschiedenen Protozoen und unter verschiedenen Umständen beobachteten schwarz verfärbten Protoplasma zu vergleichen wäre, ist schwer ohne specielle daraufhin gerichtete Untersuchung zu sagen. Immerhin erscheint es erwähnenswert, daß R. Hertwig bei *Actinosphaerium* u. a. auch bei starker Fütterung die Plasmaschwärzung beobachtete, ferner die Ablagerung der die Schwärzung bedingenden stark lichtbrechenden Körner lokalisiert im Umkreis der Riesenkerne feststellen konnte, — alles Verhältnisse, welche das spätere genauere Studium der parasitischen Paramoeben nicht unberücksichtigt lassen darf.

Damit mag die Schilderung von der Zusammensetzung des Protoplasmas abgeschlossen werden. —

Der Kern ist ein rundliches bis ovales Bläschen und wird namentlich bei *P. chaetognathi* bereits im Leben in den meisten Fällen deutlich sichtbar. Bei *P. pigmentifera* beträgt sein längerer Durchmesser bis 0,018 mm, bei *P. chaetognathi* — bis 0,013 mm; im Verhältnis zu den Körperdimensionen ist der Kern bei der letzteren Art größer als bei der ersteren. Bei *P. chaetognathi* nimmt der Kern mit Vorliebe die Lage am äußersten Körperrande ein, so daß er nur von einer minimalen Plasmaschicht bedeckt bleibt; und zwar liegt der Kern an einer Stelle, welche dem die schwachen Pseudopodien bildenden Körperende mehr oder weniger entgegengesetzt ist (Fig. 2). Ob etwa zwischen dieser ausgesprochen excentrischen Lage des Kernes im vorliegenden Fall und dem gleichen Verhalten bei einkernigen Heliozoenformen, wo nach Schaudinn der Kern durch das Centralkorn verhindert ist centrale Lage einzunehmen, einige Beziehung sich statuieren ließe, mag dahingestellt bleiben. — Im Leben ist der große, ovale, stark lichtbrechende Binnenkörper des Kernes kenntlich; die Kernmembran kommt gleichfalls deutlich zum Vorschein. Bezüglich der übrigen Struktur aber ist man auf konserviertes Material angewiesen.

Der eben erwähnte Binnenkörper wird auf gefärbten Präparaten in ovaler bis nierenförmiger Gestalt angetroffen. Er ist sehr chromatinreich, wie seine intensive Färbbarkeit mit Delafields Hämatoxylin sowie vor allem mit Boraxcarmin beweisen dürfte (Fig. 4). In der Regel erscheint er im Kernraum gut und scharf abgegrenzt, in seinen mehr centralen Partien ist er oftmals mehr oder weniger stark vacuolisiert. In manchen Fällen lassen sich, besonders mit Eisen-Hämatoxylin, mehrere distinkte Körner von dichterer Zusammensetzung, untereinander oft von ungleicher Größe, im Binnenkörper unterscheiden.

Irgendwelche gesetzmäßige Beziehungen zwischen deren Auftreten und dem Verhalten der übrigen Substanz des Binnenkörpers waren nicht festzustellen. Auch sonst läßt der Chromatinreichtum des Binnenkörpers nähere Struktur an diesem letzteren, etwa ein achromatisches Gerüst, nicht erkennen. — Im übrigen Kernraum findet sich das Chromatin staubförmig, bald fein- bald grobkörnig verteilt (Fig. 3*a*, 6). Die Beziehungen dieses Chromatins zum Kerngerüst treten erst bei der Vorbereitung zur Teilung deutlicher zutage, worüber weiter unten berichtet wird (Fig. 3*b*). Vergeblich habe ich bis jetzt im ruhenden Kern und besonders in dessen Binnenkörper nach einem Centriol gesucht; es wurden namentlich zahlreiche Eisenhämatoxylinpräparate zu diesem Zweck angefertigt, doch, wie gesagt, ein sicheres Resultat ließ sich nicht erzielen. Aus diesem Grunde habe ich denn auch für das chromatinreiche Gebilde im Kern zunächst den indifferenten Ausdruck Binnenkörper gewählt. Ich kann noch nicht sicher verbürgen, ob die in seltenen Fällen während des Teilungszustandes in reduzierter Form nachweisbare locomotorische Komponente (s. weiter unten) vom Binnenkörper stammt, in welchem Fall dieser letztere als ein echtes Caryosom im Sinne Hartmanns aufzufassen wäre. — Nach dem Geschilderten wiederholt der Kern bei parasitischen *Paramoeba*-Arten in wesentlichen Zügen den durch Schaudinn bei *P. eilhardi* festgestellten Bau.

Der Schaudinnsche »Nebenkörper« ist bei beiden *Paramoeba*-Arten dem äußeren Aussehen im lebenden Zustande nach sehr verschieden, dem inneren Baue nach dagegen fast vollkommen übereinstimmend ausgebildet. Die Fig. 1*a* und *b* mit Fig. 2 verglichen mögen nochmals veranschaulichen, wie verschieden die beiden *Paramoeba*-Arten im lebenden Zustande infolge der abweichenden Beschaffenheit des Nebenkörpers sind: bei *P. chaetognathi* ist der Nebenkörper im Leben überhaupt nicht zu sehen. Der eigentümliche Charakter des Nebenkörpers bei *P. pigmentifera* erlaubt es, die Gegenwart dieses Parasiten in der Schwanzleibeshöhle der Sagitten schon mit Hilfe einer schwachen Lupe auf den ersten Blick festzustellen. Bereits Grassi hatte gute Abbildungen von dem Nebenkörper bei *P. pigmentifera* geliefert (18, Taf. IX, Fig. 1, 2 u. a.); allerdings finde ich den Grundton des Pigments nicht schwarz genug wiedergegeben. In der Beschreibung Grassis heißt es: «Nelle Amibe dell'*Inflata* e della *Bipunctata* l'endoplasma contiene sempre alla sua periferia e vicino al nucleo un così detto ocello, di color nero alla periferia e nerognolo appena al centro: questo ocello di solito è piu grande del nucleo. È costante nelle Amibe delle nominate due specie di Chetognati e manca con altrettanta costanza nelle altre. Risulta di pimmento granelloso e non si può credere alimento assunto dall'Amibe, perchè nell'ambiente che le accoglie, manca una sostanza uguale od almeno simile« (18, S. 187).

Oft liegt der Nebenkörper bei beiden *Paramoeba*-Arten in der nächsten Nähe des Kernes, wie bei *P. eilhardi*. Doch besteht zwischen beiden Gebilden keinerlei feste Beziehung, und beide können unter Umständen sehr weit voneinander im Plasma der Amoeben entfernt werden. Demnach gilt die Schaudinnsche Beobachtung, der Nebenkörper liege »stets der Oberfläche des Kernes dicht auf« (47, S. 34), für die mir vorliegenden beiden Fälle nicht.

In die genaue Zusammensetzung des Nebenkörpers volle Einsicht zu gewinnen ist keineswegs leicht. Namentlich muß hervorgehoben werden, daß jede Behandlungsmethode nur einseitig den Bau des Nebenkörpers zu beleuchten erlaubt: gewisse seiner Bestandteile werden auf Kosten andrer zum Ausdruck gebracht. Erst durch ein kritisches Vergleichen läßt sich das Gesamtbild zustande bringen.

Der Nebenkörper von *P. pigmentifera* ist von gestreckt-ovaler Gestalt, seltener rundlich; sein längerer Durchmesser beträgt 0,013 mm. Am Leben läßt sich nichts weiter feststellen, als daß der Nebenkörper allseitig von grobkörnigem, im durchfallenden Licht tiefschwarzen Pigment bedeckt ist; in einzelnen Fällen schimmert die centrale Partie lichter durch. Die eigentliche Struktur des Nebenkörpers wird erst auf fixierten und gefärbten Präparaten sichtbar.

Was zunächst das äußerlich dem Nebenkörper angelagerte Pigment anbetrifft, so wird dasselbe bei Fixierung mit Schaudinnscher Lösung (Sublimat-Alkohol-Essigsäure) im großen und ganzen als solches erhalten. Es erscheint nach Färbung der Amoeben mit Delafields Hämatoxylin in Form von stark leuchtenden, gelblichen bis gelblichbraunen Concrementen, welche rundliche Gestalt und meist ein vacuolenartiges Centrum aufweisen (Fig. 3*b*); mit Eisenhämatoxylin lassen sich die Pigmentkörner schwärzen (Fig. 9). Gleichfalls nicht aufgelöst wird das Pigment bei Konservierung mit Hermannscher Lösung und es tritt in diesem Fall in Form von dunkelbraunen Körnern entgegen (Fig. 8); besonders bei dieser Behandlungsart kann man erkennen, daß die Pigmentkörner durch dichtes Aneinanderschließen undeutlich ausgeprägte polygonale Gestalt annehmen. Anders als die beiden genannten Fixierungsmittel wirkt Pikrinessigsäure nach Boveri: sie löst bei einer Einwirkungsdauer von 10—15 Minuten das schwarze Pigment spurlos auf, und der Nebenkörper liegt, wie bei *P. chaetognathi*, nackt im Körperplasma (Fig. 4; Taf. VII, Fig. 13; Taf. VIII, Fig. 20*b* und 23). — Die Pigmentkörner scheinen dem Nebenkörper nicht nur locker anzuliegen, sondern in einer Art Stroma an dessen äußerer Umgrenzung angebracht zu sein; es läßt sich wenigstens bei einer teilweisen Extraktion der Körner, wie eine solche z. B. auch bei Behandlung mit Hermannscher Lösung + Delafields Hämatoyxlin da und dort nicht zu vermeiden ist, eine deutliche mosaikartige Zeichnung an der Oberfläche des Nebenkörpers, hervorgerufen durch den Eindruck der Pigmentkörner, wahrnehmen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das Pigment nicht durch Alkohol, wohl aber durch Pikrinsäure gelöst wird. Dieser letztere Umstand könnte vielleicht auf eine kalkige Grundlage des Pigments hinweisen. Nicht unerwähnt soll es auch bleiben, daß das leuchtendgelbe Aussehen des Pigments auf gewissen Präparaten genau demjenigen der sogenannten Kalkkörperchen im Cestodenparenchym entspricht. Auf der andern Seite darf aus dem früher Gesagten auch auf fettartigen Charakter der Pigmentkörner geschlossen werden. Das Auftreten des Pigments etwa mit Chromidienbildung in Beziehung zu setzen, ist gar kein Grund vorhanden: Chromidien sind überhaupt bei den zwei parasitischen Arten von mir nicht beobachtet worden. Im Übrigen muß die Frage nach der chemischen Natur des Pigments offen gelassen werden, und damit auch diejenige nach der physiologischen Bedeutung des Pigments. Der von Grassi angewandte Ausdruck »Ocello«, d. h. Augenfleck, ist kaum in der Absicht gewählt worden, die Gesichtsfunktion wirklich dem Nebenkörper zuzuschreiben. Nicht wahrscheinlicher wird die zuletzt genannte Deutung auch bei Berücksichtigung des Umstandes werden, daß die Chaetognathen vollkommen durchsichtig sind und vorwiegend an der Oberfläche des Meeres leben. Gleichfalls kaum zu diskutieren wäre etwaiges Abhängigkeitsverhältnis zwischen Atmung und Pigment in unserm Fall. Die meiste Wahrscheinlichkeit dürfte hingegen die Auffassung des Pigments als besonderes Stoffwechselendprodukt, als eine Art Excretkörner für sich haben. Etwas näheres darüber auszusagen ist mir zurzeit nicht möglich; doch mag hier nochmals an die anscheinend parallel gehende Bildung von eigentümlichen Conglomeraten im Plasma von *P. chaetognathi* erinnert werden, vielleicht auch an die Körner mit »grüngelblichem Schimmer« bei *P. eilhardi* nach Schaudinn — durch welche Parallelisierung, wenn sie begründet ist, *P. pigmentifera* ihre in bezug auf Ausbildung des Nebenkörpers anscheinend exceptionelle Stellung einbüßen würde. — Stets habe ich bei *P. pigmentifera* das Pigment um den Nebenkörper gefunden. In sehr seltenen Fällen ist das Pigment zugleich spärlich im Plasma zerstreut, ohne daß etwa Beziehungen zu den Vacuolen festzustellen wären. Vielleicht sind das Zustände, welche auf die Teilung von *Paramoeba* folgen: bei der Durchschnürung des Nebenkörpers (s. weiter unten) wird ein Teil des Pigments den beiden Hälften des Nebenkörpers zugewiesen, ein andrer Teil bleibt im Plasma zerstreut liegen.

Alles in allem dürfte als feststehend betrachtet werden, daß das Pigment von *P. pigmentifera* ein Plasmaprodukt ist, das sekundär erst an der Oberfläche des Nebenkörpers abgelagert wird. Zu einer wesentlichen Charakteristik dieses letzteren Gebildes gehört das Pigment sicher nicht: es fehlt ja in dieser Form, als ständiger Begleiter des Nebenkörpers, sowohl bei der freilebenden *P. eilhardi* wie bei der parasitischen *P. chaetognathi*.

Über den eigentlichen Nebenkörper können nach dem Leben keine Angaben gemacht werden; in dem einen Fall bleibt er vom Pigment ganz und gar verdeckt, in dem andern ist er gleichfalls unter den mannigfaltigen Inhaltskörpern des Plasmas nicht sichtbar. Bekanntlich schildert Schaudinn den Nebenkörper bei *P. eilhardi* in frischem Zustande als ein stark lichtbrechendes, scharf konturiertes Gebilde. Somit ist man bei den parasitischen Arten auf konserviertes Material angewiesen. — Der Nebenkörper von *P. chaetognathi* ist, den Körperdimensionen der Amoebe entsprechend, kleiner als derjenige von *P. pigmentifera*; er mißt 0,009 mm im längeren Durchmesser.

In Übereinstimmung mit der von Schaudinn gebrauchten Nomenklatur werden bei beiden hier vorliegenden *Paramoeba*-Arten am Nebenkörper ein »Mittelstück« sowie zwei polar angebrachte »halbkugelige Seitenteile« unterschieden. Es ist die starke Ausdehnung des Mittelstückes in die Länge, welche im Schaudinnschen Fall dem ganzen Nebenkörper in ausgewachsenen Amoeben »wurstförmige Gestalt« verleiht. Derartig gestreckte Form des Nebenkörpers wird bei parasitischen Arten im Ruhezustande nicht beobachtet; wohl aber während der Teilung des Nebenkörpers. — Während die sogenannten Seitenteile bei Behandlung mit den üblichen Präparationsmethoden ein in der Hauptsache übereinstimmendes Bild liefern, verhält es sich in bezug auf das Mittelstück ganz anders.

Mit Delafields Hämatoxylin nach Fixierung in der Schaudinnschen Lösung wird das Mittelstück gleichmäßig dunkelblau gefärbt (Fig. 3*a*, *b*); bei *P. chaetognathi* namentlich kann diese Färbung außerordentlich intensiv ausfallen, viel intensiver als das für alles in gleichem

Ausstrichpräparat vorhandene Chromatin gilt. Die Gestalt eines derartig gefärbten Mittelstückes ist die einer schwach gewölbten biconvexen Linse. Öfters läßt sich bei *P. pigmentifera* beobachten, daß das gefärbte Mittelstück äquatorial in zwei freie Zipfel ausläuft, auf welche Erscheinung ich noch zurückkommen werde. Gleichfalls erst aus weiterer Darstellung wird es verständlich, wie Bilder zu verstehen sind, welche in der äquatorialen Begrenzung des Mittelstückes eine dunkel färbbare, anscheinend stabartige Bildung aufweisen.

Durch das Eisenhämatoxylin nach der Konservierung im SCHAUDINNschen Gemisch wird das Mittelstück stets gefärbt, und zwar wechselt die erzielte Farbe je nach dem Grad der Differenzierung von dunkelschwarz bis grau. Speziell bei *P. chaetognathi* nimmt das Mittelstück bei dieser Behandlungsart und Nachfärbung mit Eosin unter starker Differenzierung einen hellblauen bis blauvioletten Ton an (Fig. 6, 21).

Sehr überraschend war das Ergebnis der Anwendung von Boraxcarmin nach vorheriger Konservierung in BOVERIS Pikrinessigsäure: Von dem sonst tief dunkel tingierbaren Mittelstück ist absolut nichts zu sehen gewesen (Fig. 4; Taf. VII, Fig. 13; Taf. VIII, Fig. 20*b* und 23). Dieses Resultat fällt vollkommen übereinstimmend für beide *Paramoeba*-Arten aus, und wurde von mir mehrmals erzielt. Die Frage, inwiefern die färbbare Substanz des Mittelstücks etwa durch Pikrinsäure aufgelöst worden ist, oder aber ob keine Affinität zu Boraxkarmin vorliegt, erscheint hier zunächst von sekundärer Bedeutung und dürfte nicht leicht zu entscheiden sein. Es mag zunächst genügen an dem bloßen Ergebnis festzuhalten, daß auf Präparaten, wo alles Chromatin im Kern der *Paramoeba* in typischer Weise stark gefärbt wird, das Mittelstück ungefärbt bleibt. Zur Illustration dieser Verhältnisse ist absichtlich ein Exemplar von *P. pigmentifera* gewählt worden, welches im Körperplasma eine vor kurzem aufgefressene Spermatogonie (oder Spermatocyte?) des Wirtstieres in einer Nahrungsvacuole eingeschlossen führt (Fig. 4); das Chromatin der Keimzelle zeigt die charakteristische starke Färbung (zum Erzielen einer guten Färbung der Paramoeben mit Boraxcarmin war eine Färbungsdauer von bis über 24 Stunden nötig). — Aus dem eigentümlichen Verhalten des Mittelstücks bei der eben genannten Methode ist meiner Ansicht nach zu entnehmen, daß die Gesamtmasse des Mittelstückes, welche auf Hämatoxylinpräparaten durchaus den Eindruck von echtem Chromatin erweckt, eben kein Chromatin ist, wenigstens sicher keines in gewöhnlichem Sinne dieses Wortes.

Da in beiden Fällen basische Farbstoffe zur Verwendung kommen, so ist es nicht statthaft zur Unterscheidung von Chromatinarten etwa zu ihrem basophilen bzw. acidophilen Charakter Zuflucht zu nehmen. — Die Frage nach eventueller Identität der Mittelstücksubstanz mit metachromatischen Körpern, dürfte kaum in positivem Sinne beantwortet werden. Mit den im Plasma von Paramoeben reichlich vorkommenden metachromatischen Körperchen hat zwar die Substanz des Mittelstücks die starke Färbbarkeit in Delafields Hämatoxylin gemeinsam; außerdem aber färbt sich diese auch mit Eisenhämatoxylin nach Sublimatkonservierung, was die erstgenannten Körperchen nicht tun. Immerhin sind diese Reaktionen zur Entscheidung der Frage nicht ausreichend und es müssen speziell in dieser Richtung vorgenommene Untersuchungen abgewartet werden. — Betonen möchte ich noch, daß die Gesamtmasse des Mittelstückes gemeint ist, wenn im Vorstehenden von nicht-chromatischer Natur dieses Gebildes die Rede gewesen; innerhalb des Mittelstückes lassen sich bei Anwendung einer andern Methode winzige Körnchen — von fast verschwindender Masse gegenüber der gesamten Substanz des Mittelstückes — nachweisen, und diese Körnchen werde ich als Chromosomen deuten.

Es ist die Hermannsche Lösung, welche als Konservierungsflüssigkeit angewandt, die meiste Einsicht in den Bau des Nebenkörpers und speziell des Mittelstückes zu gewinnen erlaubt; *P. chaetognathi* mit ihrem nackten Nebenkörper eignet sich zu dieser Untersuchung besser als *P. pigmentifera*. Zunächst ergibt sich bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin und richtiger Differenzierung, daß das Mittelstück eine eigne, scharf ausgeprägte Membran besitzt, daß es sich somit auf ein Bläschen zurückführen läßt, welchem freilich meistens, wie schon erwähnt, die Gestalt einer biconvexen Linse zukommt. Die Membran erscheint an den beiden Flächen der Linse polplattenartig ausgebildet, während äquatorial der Zusammenschluß durch ein viel feineres Häutchen vermittelt wird (Fig. 10*a*, *b*). Genauere Untersuchung macht es sehr wahrscheinlich, daß die polplattenartigen Bildungen nicht Produkte der Membran selbst sind, sondern derselben von außen dicht auflagern; doch muß ich die Schwierigkeit der diesbezüglichen Untersuchung betonen. In der Regel werden die Polplatten nur mit Eisenhämatoxylin zur Darstellung gebracht; ausnahmsweise habe ich sie auch mit Delafields Hämatoxylin beobachtet, was mich in der Annahme, es liegen tatsächlich besondere Differenzierungen vor, nur bestärkt. Ein derartig membranös umgrenztes Mittelstück mit polplattenartiger Ausbildung der Flächen erinnert an Kerne mit ihren

Polplatten während der Teilung bei *Amoeba binucleata, Actinophrys sol* und *Actinosphaerium eichhorni* nach Schaudinns bzw. R. Hertwigs Schilderungen; auf diesen Vergleich komme ich später noch zurück.

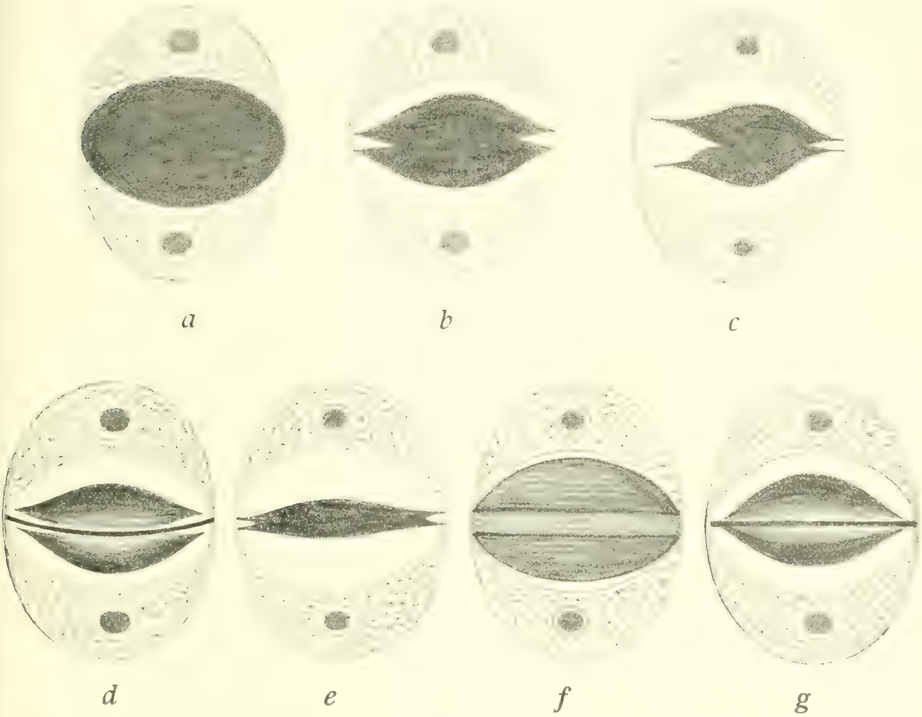
Manchmal, bei Einstellung des Tubus auf den äquatorialen Umkreis des Mittelstückes, kann man in Form einer feinen scharfen Linie die Kante der Linse, wo ihre beiden Flächen aneinanderstoßen, beobachten. — Der Feststellung, daß das Mittelstück von einer eignen Membran umgrenzt ist, schreibe ich bei der Beurteilung der Natur des Nebenkörpers besondere Bedeutung zu.

Auch der Inhalt des Mittelstückes läßt bei Anwendung der Hermannschen Lösung und Eisenhämatoxylin seine feinere Structur näher erkennen; es eignen sich zu diesem Zweck am besten Präparate, wo durch starke Differenzierung mit Eisenalaun das Mittelstück als Ganzes kaum oder nur sehr unbedeutend gefärbt bleibt. Die das Mittelstück bildende Substanz zeigt ein grobgranuläres, schwach sich abzeichnendes Gefüge (Fig. 10); ich habe nicht den Eindruck, daß sich dieses Gefüge auf Wabenstruktur zurückführen ließe. Dieser granulöse Inhalt ist es, der mit Hämatoxylin nach Sublimatkonservierung so überaus stark gefärbt wird, daß alle Struktur des Mittelstückes dadurch verdeckt und unkenntlich gemacht wird. In sehr seltenen, besonders günstigen Fällen lassen sich nun äquatorial im Mittelstück in einer bis zwei Reihen bzw. ringförmig angeordnet winzige Körnchen nachweisen; ihre Darstellung ist, wie gesagt, sehr schwierig und launisch. Ausnahmsweise kann man auch bei einer mit Delafields Hämatoxylin gefärbten Amoebe bei geeigneter Differenzierung die Körnchen nachweisen.

Die genannten Körnchen fasse ich als Chromosomen auf. In dem Mittelstück des Nebenkörpers erblicke ich einen echten, aber besonders modifizierten zweiten Kern von *Paramoeba*. Diese Zurückführung gründet sich auf einen Komplex von Eigenschaften, auf die ich im allgemeinen Teil besonders zu sprechen komme.

Erst nachdem der Bau des Mittelstückes auf Präparaten, die mit Hermannscher Lösung behandelt worden sind, klargelegt ist, lassen sich die Bilder, welche Schaudinnsche Lösung mit Delafields Hämatoxylin erzeugt, richtig deuten. Ich habe absichtlich hier zur Beschreibung der Mittelstückstruktur den gleichen — nicht den kürzesten — Weg eingeschlagen, den ich während der Beobachtung durchgemacht habe. Dadurch mag dem Leser der Eindruck, daß die uns beschäftigenden Strukturverhältnisse keineswegs immer auf den ersten Blick deutlich in die Augen fallen, zum Bewußtsein gebracht werden. Außerdem ergab sich bei der gewählten Darstellungsart zunächst ein direkter Anschluß an die von Schaudinn bei *P. eilhardi* beschriebenen oder vielmehr in den allbekannten Figuren geschilderten Verhältnisse.

Die Schwierigkeit in der Deutung von Bildern, die von Delafields Hämatoxylinpräparaten nach Konservierung in Schaudinns Lösung stammen, liegt erstens darin, daß die Inhaltmasse des Mittelstückes sich homogen und sehr tief färbt, wodurch — von wenigen Ausnahmefällen abgesehen — die innere Struktur einfach verdeckt wird, und zweitens in dem Umstand, daß — ungeachtet des ausgezeichneten Konservierungszustandes aller übrigen Bestandteile des *Paramoeba*-Körpers — bald mehr bald weniger ausgesprochene Schrumpfungen zustande kommen, was sodann ungleichmäßige Verteilung der färbbaren Substanzen zur Folge hat. Die verschiedenen Ansichten des Mittelstückes, welche auf derartigen Präparaten sowohl bei *P. chaetognathi* wie bei *P. pigmentifera* angetroffen werden, sind schwach schematisiert in den Textfig. 1*a*—*g*, wiedergegeben. Die Fig. 1*a* stellt



Textfig. 1 *a*—*g*.

Die verschiedene Ansicht des Mittelstücks im Nebenkörper von *Paramoeba* (parasitische Species) nach Behandlung mit Schaudinnscher Lösung und Delafields Hämatoxylin. Halbschematisch.

zunächst den typischen Bau des Mittelstückes unter Weglassung der Polplatten, die bei der hier angewandten Methode nur ausnahmsweise zum Ausdruck gelangen, dar; der übrige Teil des Nebenkörpers soll jetzt nicht näher berücksichtigt werden. Ein derartig gleichmäßig-dunkles Aussehen des Mittelstückes wird oft, besonders bei *P. chaetognathi*, beobachtet; dasselbe wird übrigens auch bei Anwendung von Eisenhämatoxylin erzielt. Nun zieht sich der Inhalt des Mittelstückes in vielen Fällen äquatorial von der Membran zurück; die an dieser letzteren zweiseitig haftenbleibenden Partien erzeugen, in Profilansicht betrachtet, die namentlich bei *P. pigmentifera* oft anzutreffenden zwei Zipfel; diese können mehr oder weniger gleichartig oder ungleichartig ausgebildet zum Vorschein kommen (Fig. 1*b*, *c*). Zudem kommt nicht selten eine starke Schrumpfung des ganzen Mittelstückes in der Richtung der Längsachse des Nebenkörpers hinzu; das Mittelstück erscheint alsdann ausnehmend flach (Fig. 1*b*—*e*). Dagegen tritt die äquatoriale Umgrenzung des Mittelstückes infolge von Farbstoffspeicherung zwischen den eng aneinander schließenden Membranen in vielen Fällen sehr deutlich in Form eines stark gefärbten, meist bogenförmig schwach gekrümmten Stabes zum Vorschein (Fig. 1*d*, *g*). Gerade diese Bilder, welche *P. pigmentifera* sehr oft bietet, scheinen zunächst der Interpretation große Schwierigkeit zu bereiten; ja manchmal wäre man beinahe versucht in der scheinbar stabartigen Bildung etwa eine Centrodesmose zu vermuten. Vergleichendes Studium anders behandelter Präparate zerstreut aber die Bedenken und verweist die zunächst frappierende Erscheinung in das Gebiet der Kunsterzeugnisse. Die Grundlage freilich für diese Bildung ist reell, und besteht in der äquatorialen Berührungslinie der das linsenförmige Mittelstück begrenzenden Flächen[1]. — In andern Fällen wiederum scheint die Berührung dieser Flächen nicht in einer Linie zu geschehen, sondern durch eine Art schmalen Gürtel vermittelt zu werden (Fig. 1*f*). — Sämtliche Varianten im Aussehen des Mittelstückes lassen sich, wie gesagt, ungezwungen auf die früher besprochene Grundform zurückführen.

Nachträglich wäre hier noch die Frage zu berühren, wie ist es zu erklären, daß die — wenn auch selten — so doch immerhin nachweisbaren Chromosomen im Mittelstück bei Behandlung der Amoeben mit Pikrinessigsäure + Boraxcarmin niemals zum Ausdruck gelangen. Die Antwort kann freilich zunächst nur wenig befriedigend ausfallen und bewegt sich in Vermutungen. Es dürfte die besondere chemische Zusammensetzung des granulösen Inhaltes des Mittelstückes sein, welche auch das färberische Verhalten der eingeschlossenen Chromosomen mitbeeinflußt. Bekanntlich wird die Gesamtmasse des Mittelstückes bei Anwendung der genannten Kombination von Reagentien, sei es gänzlich aufgelöst, sei es in einen dem Farbstoff absolut widerstehenden Zustand übergeführt. Dabei werden offenbar die winzigen Chromosomen in Mitleidenschaft gezogen. — Auch das Alauncarmin, welches ich nur zur Kontrolle angewandt habe, und das ausgezeichnet scharfe Chromatinfärbung im Kern wie auch an den übrigen chromatischen Teilen des Nebenkörpers (s. weiter unten) gibt, war nicht geeignet, die kleinen Chromosomen des Mittelstückes zur Darstellung zu bringen. Das Mittelstück nimmt mit diesem, übrigens leicht macerierenden, Farbstoff einen offenbar je nach dem verschiedenen Zustand der Amoeben wechselnden diffusen bald helleren, bald dunkleren Ton an. —

---

[1] Weitgehende Übereinstimmung mit der eben besprochenen stabartigen Bildung scheint mir in einem Befund Alexeieffs am Kern von *Amoeba punctata* Dang. vorzuliegen; in der Figurenerklärung zu dem nach gefärbtem Präparat entworfenen Kern heißt es: »Noyau tendu sur un bâtonnet sidérophile, probablement un cristalloide intranucléaire.« (Vgl. A. Alexeiff, Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques Amibes de groupe *Limax*. C. R. Soc. Biol. 1911. p. 589. Fig. 22.)

An die gewölbten Flächen des Mittelstückes schließen sich polar die annähernd halbkugeligen oder kalottenförmigen »Seitenteile« SCHAUDINNS an; sie ergänzen gewissermaßen die Gestalt des Mittelstückes zu einem durchaus einheitlich erscheinenden ovalen Nebenkörper. Die Grundlage dieser Seitenteile wird von einem schwachgranulösen, bald mehr bald weniger vacuolisierten Plasma gebildet, welches unter allen Umständen von dem umgebenden Körperplasma sehr deutlich absticht. Was aber besonders in die Augen fällt, sind zwei polständig innerhalb der Seitenteile angebrachte, runde bis ovale Körper; ich benenne dieselben jetzt schon Centrosomen, wenn auch die Begründung hierzu sich erst aus dem allgemeinen Teil ergeben wird. Für das die Centrosomen bergende schwachgranulöse Plasma werde ich den Ausdruck Archoplasma verwenden.

Auf Präparaten, die mit SCHAUDINNscher Lösung konserviert und mit DELAFIELDS Hämatoxylin gefärbt sind, treten die Centrosomen nur mäßig stark, grau bis graublau gefärbt zum Vorschein; nicht selten zeigt das Centrosoma bei dieser wie bei andern Behandlungsmethoden eine Vacuole im Innern. Das Plasma der Seitenteile, oder das Archoplasma, erscheint, wenigstens bei *P. chaetognathi*, noch viel weniger gefärbt als die Centrosomen. Ein im Umkreis der Centrosomen regelmäßig feststellbarer heller Hof dürfte wohl sicher auf Schrumpfung im umgebenden Medium zurückzuführen sein, was ja öfters in der Umgebung der Plasmaeinschlüsse geschieht. — Mit Eisenhämatoxylin lassen sich die Centrosomen außerordentlich tief schwärzen; sie stechen bei entsprechender Differenzierung sehr deutlich von ihrer Umgebung ab, indem weder das sie umgebende Archoplasma, noch das Mittelstück gleich dunkle Färbung annehmen (Fig. 9). Nach besonders starker Differenzierung mit Eisenalaun und Nachfärbung mit Eosin tritt, namentlich bei *P. chaetognathi*, der eosinophile Charakter der Centrosomen sehr eklatant zum Vorschein: dieselben leuchten geradezu rot, gegenüber dem grünlich-blauen Mittelstück (Fig. 6, 21).

Wie für das Mittelstück so ist auch für die Centrosomen das Ergebnis der Färbung mit Boraxcarmin nach Fixierung in Boveri's Pikrinessigsäure ein Überraschendes. Im Gegensatz zu dem gänzlich ungefärbt bleibenden Mittelstück nehmen die Centrosomen bei beiden *Paramoeba*-Arten die typische grellrote Carminfärbung an (Fig. 4, 20*b*, 23). Auch das Archoplasma in der Umgebung der Centrosomen weist wenige gefärbte Granula auf. Dieses färberische Verhalten habe ich stets mit strenger Regelmäßigkeit feststellen können. Ich glaube demnach nicht fehl gehen zu dürfen, wenn ich den Centrosomen, und in schwächerem Grade ihrer Umgebung, Chromatingehalt zuschreibe. Chromatische Centrosomen bzw. deren Homologa bei Protozoen sind ja nach unsern heutigen Kenntnissen keine Ausnahmen mehr (Schaudinn, R. Hertwig, Keuten, Zuelzer), worauf ich im allgemeinen Teil noch eingehen werde. — Auf welche Weise chromatische Substanzen nicht nur in die Centrosomen, sondern auch in deren Umgebung gelangen, läßt sich nicht feststellen.

Deutlich werden die Centrosomen in der Regel mit Hermannscher Lösung und nachfolgender Anwendung von Delafields oder Eisenhämatoxylin zur Darstellung gebracht und nehmen je nach der Intensität der Färbung einen helleren bis tiefdunklen Ton an. Es darf freilich nicht verschwiegen werden, daß in seltenen Fällen aus nicht näher zu ermittelndem Grunde gerade die genannte Methode, welche ja, wie oben gesagt, zum Aufdecken der Zusammensetzung des Nebenkörpers große Dienste leistet, bei der Sichtbarmachung von Centrosomen vollkommen versagt.

Die Struktur der Centrosomen erscheint übereinstimmend bei allen angewandten Untersuchungsmethoden als außerordentlich dicht und ist eher homogen zu bezeichnen; auf keinen Fall läßt sich hier etwa spongiöses Gefüge antreffen. Centriolen innerhalb der Centrosomen sind keine nachzuweisen. Form und Zusammensetzung der Centrosomen zeigen — abgesehen von Teilungszuständen — keinen veränderlichen Charakter; namentlich ist hier nichts von den in neuerer Zeit mehrfach beschriebenen cyclischen Abbauerscheinungen an Centrosomen zu bemerken.

Strahlungserscheinungen werden weder in den Seitenteilen des Nebenkörpers noch außerhalb desselben beobachtet. Desgleichen läßt sich keine longitudinale Streifung im Archoplasma feststellen. — Wenn auch normalerweise das Archoplasma der Seitenteile direkt sich an die Flächen des Mittelstückes anschließt, so kann durch Schrumpfung oftmals zwischen beiden Bestandteilen des Nebenkörpers eine mehr oder weniger ausgedehnte Lücke entstehen (vgl. oben). Ebenso mag die wechselnde Ausbreitung des Archoplasmas in dünnerer oder dickerer Schicht äquatorial um das Mittelstück herum von Fall zu Fall durch Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit beeinflußt sein. —

Ich wende mich jetzt der Frage zu, wie ist der Nebenkörper als Ganzes gegen das umgebende Plasma von *Paramoeba* abgegrenzt? Selbstverständlich kommt in dieser Beziehung die Pigmentkörnerschicht von *P. pigmentifera* nicht in Betracht; dieselbe ist, wie schon erwähnt, dem eigentlichen Nebenkörper nur äußerlich aufgelagert. Zum Studium der vorgelegten Frage eignet sich außerdem *P. pigmentifera*, wie leicht ersichtlich, nur wenig; es können nämlich nur die Pikrinessigsäurepräparate, wo das störende Pigment aufgelöst erscheint, Verwendung finden[1]. In diesem Fall, wie auch auf sämtlichen Präparationen von *P. chaetognathi*, tritt der Nebenkörper immer gut und scharf gegen das umgebende Plasma abgesetzt zum Vorschein; etwaige Fortsatzbildungen des Archoplasmas in die Körpersubstanz von *Paramoeba* sind nicht vorhanden. Der Nebenkörper imponiert demnach stets als ein ins Plasma eingesenktes abgeschlossenes Ganzes. Damit soll zunächst nur der Eindruck, den der Nebenkörper auf den Beschauer macht, unvoreingenommen wiedergegeben werden. Eine weitere Frage ist die, wie kommt dieser einheitliche Charakter des Nebenkörpers zustande, besitzt etwa der Nebenkörper eine eigne, ihn abgrenzende Membran? Diese Frage kann ich, was *P. chaetognathi* anbetrifft, bestimmt in verneinendem Sinne beantworten. Besonders deutlich kommen die in Rede stehenden Verhältnisse auf Präparaten zum Ausdruck, wo unter Einwirkung des Konservierungsmittels das den Nebenkörper umgebende Plasma sich von diesem letzteren zurückgezogen hatte, — ein Vorkommnis, das da und dort unter sonst gutgelungenen Präparaten sich nicht vermeiden läßt (Taf. VII, Fig. 11*a* und *b*). Alsdann sieht man, daß das Archoplasma jederseits am Mittelstück etwa in Halbkugelform, sozusagen als selbständiges Gebilde angebracht erscheint, und daß eine alle drei Teile umschließende Membran fehlt; sie hätte sonst unbedingt in diesem Fall zum Vorschein kommen müssen. Der einheitliche Charakter des Nebenkörpers wird durch dichten Zusammenschluß des Körperplasmas um den Nebenkörper herum erreicht, und als bedingendes Moment für ein derartiges Verhalten kann wohl mit Recht die Ausbildung einer minimalen Berührungsfläche zwischen Nebenkörper und Plasma in Anspruch genommen werden. Das nachweislich von einer Membran umgrenzte Mittelstück auf der einen Seite sowie eine bestimmte, polar verteilte Quantität von Archoplasma auf der andern Seite sind zusammengenommen ausschlaggebend, wie weit der Nebenkörper als Ganzes die zunächst sich bietende sphärische Gestalt zu übertreffen hat. — Für *P. chaetognathi* schließe ich somit das Bestehen einer eignen Membran des Nebenkörpers aus; für die so nahe verwandte *P. pigmentifera* ist der gleiche Sachverhalt im hohen Grade wahrscheinlich. —

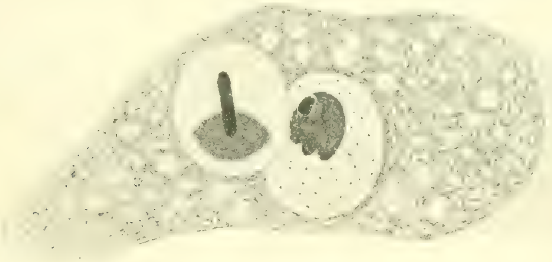
---

[1] Die Umgrenzung des gesamten Nebenkörpers ist bei der Reproduktion von Fig. 4 gegenüber dem Originalbild viel zu deutlich ausgeprägt ausgefallen.

Bis jetzt habe ich das durchschnittlich anzutreffende Aussehen der Centrosomen im Nebenkörper geschildert. In durchaus nicht seltenen Fällen werden nun die Centrosomen bereits geteilt, also je zwei an jedem Pol des Nebenkörpers beobachtet (Fig. 3*b*). Dieses Verhalten deutet entschieden auf bevorstehende Teilung der Amoebe hin, wenn auch nicht immer die verdoppelte Centrosomenzahl mit kenntlicher Vorbereitung des Hauptkernes zur Teilung, wie es in Fig. 3*b* der Fall ist, Hand in Hand geht. Eine ähnliche frühzeitige Verdoppelung der Centralorgane während des Kernteilungsvorganges ist auch bei Protozoen bereits in mehreren Fällen bekannt; mit besonderer Regelmäßigkeit tritt z. B. die verfrühte Centriolenteilung bei *Spongomonas uvella* nach Hartmann und Chagas auf (23, S. 80 und Taf. VI, Fig. 34—39). Im Ruhezustand von *Paramoeba*, zwischen zwei Teilungsperioden, sind die Centrosomen stets in der Einzahl polar angebracht; von einem Diplosomazustand während der Ruheperiode kann hier keine Rede sein. Die Teilung des Centrosoma scheint bei *Paramoeba* unverkennbar auf dem Zustand seiner größten Massenentwicklung vor sich zu gehen. — Auffallender ist das Vorkommen von drei, vier und mehr Centrosomen jederseits am Nebenkörper, so daß deren im Ganzen bis über acht, jedes von einem hellen Hof umgeben, gezählt werden können (Fig. 12). Der Hauptkern befand sich in einem solchen Fall jeweilen im Ruhezustand.

Möglich, daß eine derartige Vermehrung von Centrosomen mit Gametenbildung in Zusammenhang zu bringen wäre; doch leider konnte ich diese selten anzutreffende Erscheinung nicht weiter verfolgen. — Umgekehrt begegnet man, gleichfalls sehr selten, Amoeben mit einem einzigen Centrosom im Nebenkörper; offensichtlich ist hier eine Verdoppelung der Centrosomen während der Teilung unterblieben.

In der Regel bleiben die, zumeist wie gesagt, sehr frühzeitig sich teilenden Centrosomen nur vorübergehend durch eine feine Brücke miteinander verbunden. Ausnahmsweise läßt sich zwischen den bereits polar angebrachten Centrosomen eine Verbindung nachweisen. Fig. 13 zeigt ein solches Verhalten nach einem Pikrinessigsäure-Boraxcarminpräparat; ein dünnes, schwach geschlängeltes Fädchen zieht seitlich am Mittelstück vom Centrosom zu Centrosom. Auffallend stark, in einem Bogen das Mittelstück umgreifend, erscheint die Centrodesmose in Fig. 14*a* und namentlich 14*b*, in beiden Fällen nach Eisenhämatoxylinfärbung. Die Amoebe der Fig. 14*b* stammt aus einem Präparat mit vielen Gameten und ist auch durch die Konstitution ihres Hauptkernes ausgezeichnet. Während die genannten Fälle sich auf *P. pigmentifera* beziehen, illustriert die Textfig. 2 ein ähnliches Verhalten von *P. chaetognathi*. Auf diese vereinzelt zu konstatierenden Befunde der Centrodesmosen komme ich noch im allgemeinen Teil der Arbeit zurück.



Textfig. 2.

P. chaetognathi. Centrodesmose im Nebenkörper. SCHAUDINNsche Lösung. Eisen-Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 2700.

Ein andrer Bildungsmodus von Centrosomen als derjenige durch Teilung bereits vorhandener, wurde nicht beobachtet.

2. Teilung bei beiden Paramoeba-Arten.

Was SCHAUDINN über Teilungsvorgänge bei *P. eilhardi* mitteilen konnte, war nicht viel. »Die Teilung der Amöbe habe ich leider nur zweimal am lebenden Tier beobachten können, sie erfolgt, ähnlich wie bei anderen Amoeben als allmähliche Zerreißung in zwei Stücke. Das Verhalten des Kernes und Nebenkörpers bei der Teilung konnte ich bisher nicht vollständig ermitteln. In den beiden Fällen, in denen ich die Teilung beobachtete, besaßen die Tiere schon zwei Kerne und zwei Nebenkörper. Nun habe ich aber unter den konservierten Amoeben solche, die schon zwei Nebenkörper auf entgegengesetzten Seiten des Kernes aufweisen; hieraus dürfte folgen, daß die Teilung des Nebenkörpers vor der des Kernes erfolgt. In den betreffenden Amoeben zeigten die Kerne bereits Veränderungen, die auf eine mitotische Kernteilung hinwiesen« (47, S. 35). Weitere Angaben hatte SCHAUDINN für die ausführliche Publikation in Aussicht gestellt. Damit sind unsre Kenntnisse von der Kern- und Nebenkörperteilung bei *Paramoeba* im Amoebenzustande erschöpft.

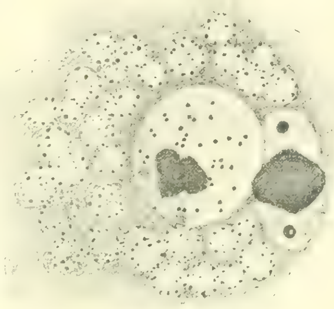
Bei den parasitischen *Paramoeba*-Arten lassen sich Teilungszustände relativ nicht selten antreffen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen beziehen sich sämtlich auf konserviertes Material. Bei beiden Arten verläuft die Teilung im wesentlichen übereinstimmend.

In der Mehrzahl der Fälle geht der Kern in der Teilung dem Nebenkörper voraus, ausnahmsweise kann das umgekehrte Verhalten stattfinden.

Als erstes Anzeichen der bevorstehenden Kernteilung ist eine reichere Abgabe des Chromatins vom Binnenkörper auf das Kerngerüst zu konstatieren. Dieses letztere läßt sich mit einiger Deutlichkeit nur in der Circumferenz des Binnenkörpers beobachten, wo es Bahnen für den Chromatintransport abgibt (Fig. 3*b*). Einen ähnlichen Vorgang beschreibt SCHAUDINN während der Vorbereitung der Kernteilung bei *A. binucleata* Gruber (46, S. 137—138 und Fig. VI, S. 131). Infolge dieser Chromatinwanderung nimmt der Chromatingehalt im Außenkern gegenüber den Ruhephasen zu; gleichzeitig geschieht daselbst eine stärkere Kondensation des sonst staubförmig verteilten Chromatins zu deutlichen, meist mit gezackter Peripherie versehenen Körnern. Dieselben erscheinen oftmals mit einer auffallenden Regelmäßigkeit im Kerngerüst, offenbar in dessen Knotenpunkten, verteilt, und treten so scharf gesondert hervor, daß man sie abzählen kann. Manchmal begegnet man den Körnern in besonders lockerer Konstitution. Die in Rede stehenden Körner dürften bestimmt die Grundlage für spätere Chromosomen abgeben. In einem Fall von *P. chaetognathi* glaubte ich eine Anordnung der Körner in Dyaden wahrzunehmen (Textfig. 3). — Beim weiteren Vorrücken in den

Prophasen löst sich der Binnenkörper auf, ohne daß es in der Mehrzahl der Fälle möglich gewesen wäre, irgendein von ihm übrig bleibendes Organell festzustellen.

Dem Stadium der Äquatorialplatte begegnet man öfters, wie es mehrere Figuren illustrieren. In bezug auf die Bildung derselben scheinen die ihrer Entstehung nach im ganzen Kernraum verteilten Chromosomen einem bestimmten Äquator zuzustreben (Taf. VII, Fig. 15). Die Chromosomen sind rundliche, scharf gesonderte Körner, ihre Anzahl ist sehr groß und beträgt vor der Verdoppelung bei *P. chaetognathi* etwa über 30, bei *P. pigmentifera* bis über 50. Die Chromosomen erscheinen bald in dichterer (Fig. 17), bald in mehr lockerer (Fig. 16) Ansammlung, was zum Teil vielleicht auch auf die verschiedene Wirkung der Konservierungsflüssigkeit zurückgeführt werden kann. Wie in mehreren Fällen bei beiden Species übereinstimmend festgestellt werden konnte, nehmen die Chromosomen ringförmige Anordnung im Äquator des Kernes an, eine Anordnung, die freilich nur bei günstiger Lage des Kernes sich richtig zu erkennen gibt (Fig. 17, 18*b*, *c*). Diese ringförmige Chromosomenverteilung erinnert z. B. an einen analogen Befund HARTMANNS bei *Amoeba hyalina*. Um die Einzelheiten der Chromosomenspaltung zu studieren ist das Material wenig geeignet. In Fig. 19 und in Fig, 20*b*, Taf. VIII liegen bereits zwei Tochterplatten, richtiger wohl auch in diesem Fall zunächst noch Ringe, beim Beginn der dicentrischen Wanderung vor.



Textfig. 3.

P. chaetognathi. Dyaden im Hauptkern. SCHAUDINNsche Lösung. DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Bis zur Bildung der Äquatorialplatte bleibt die Kernmembran stets erhalten, was ja mehrfache Analogie bei Protozoen findet. Am Ausgang der Metaphase — bald früher, bald später — erfolgt die vollständige Auflösung der Kernmembran (Fig. 17, 18*b*). Innerhalb dieser letzteren läßt sich in manchen, aber bei weitem nicht in allen Fällen eine schwache achromatische Spindel wahrnehmen; dieselbe ist demnach, entsprechend der R. HERTWIGschen Bezeichnungsweise als nucleare Spindel aufzufassen (Fig. 18*a*, *c*, 20*a*, *b*). Mit der Auflösung der

Kernmembran kommen die Spindelfasern anscheinend direkt ins Plasma zu liegen (Fig. 17). Daß die Spindelfasern polar gegen einen Punkt konvergierten, läßt sich mit Deutlichkeit nicht nachweisen. Ja, in manchen Fällen beobachtet man sogar, daß die Spindelfasern parallel verlaufen und so die bekannte »tonnenförmige« Spindelfigur erzeugen.

In der überwiegenden Anzahl der von mir beobachteten Kernteilungsfiguren habe ich vergeblich nach einem Centralorganell als locomotorischer Komponente gesucht. Nur in drei Fällen waren meine Bemühungen von Erfolg begleitet; alle drei beziehen sich auf *P. chaetognathi* und sind in den Fig. 18*c*, 20*a*, *b* wiedergegeben. Es liegt hier ohne Zweifel eine stark reduzierte Centralspindel vor, die mehr oder weniger stabförmige Gestalt annimmt und deutlich die Richtung der Polaxe einhält. An ihren Enden Centriolen nachzuweisen war mir nur in einem Falle möglich, und zwar auffallenderweise auf einem Pikrinessigsäure-Boraxcarminpräparat. Auf weiter fortgeschrittenen Teilungsphasen konnte nichts mehr von der Centralspindel wahrgenommen werden, sie unterliegt wahrscheinlich einer Resorption. Weitgehende Ähnlichkeit in bezug auf das geschilderte Verhalten läßt sich mit *Amoeba hyalina* nach HARTMANNS Darstellung konstatieren (21, Taf. X, Fig. 10, 12, S. 161, 162); auch hier erhält sich die Centrodesmose nicht über die ersten Schritte der Metaphase hinaus.

Die Anaphasen sind durch dichte Verbackung der Chromosomen zu scharf sich abhebenden Tochterplatten charakterisiert (Fig. 21, 22). Der Ausdruck Tochterplatte ist hier nicht im strengen Sinne richtig, indem die Chromosomen noch von der Metaphase her die annähernd ringförmige Anordnung beibehalten. Im Umkreis der Chromosomen erscheint das Plasma dicht granulös, die typische Vacuolisation des Endoplasmas ist innerhalb ziemlich weiter Grenzen hinausgeschoben. — Strahlungserscheinungen sind weder jetzt noch auf früheren Stadien zu beobachten.

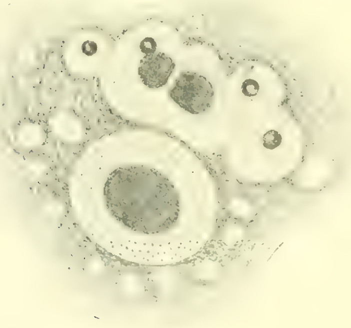
Während der Rekonstruktion der Kerne gelangt eine sehr deutlich ausgeprägte Heteropolie in jedem Kern zum Ausdruck. Von den dicht aneinanderschließenden Chromosomen der Tochterplatten aus geht nämlich die Rekonstruktion des Kernes zunächst nur nach dem einen Pol vor, indem hier das Chromatin an einem sich jetzt bildenden Kerngerüst entlang auswandert und so die Grundlage für die eine Hälfte des späteren Kernes abgibt. Auf diese Weise entstehen kegel- bis halbkugelförmige, asymmetrisch in bezug auf die Tochterplatte angebrachten Aufsätze (Fig. 23, 25, 26). Die andre Kernhälfte bleibt in dem Rekonstruktionsprozeß zurück; die Begrenzung der Tochterplatte nach dieser Seite zu behält ihren ursprünglichen Charakter und in geeigneten Fällen kann man noch Spindelfasern sich an die Chromosomen ansetzen sehen. (Fig. 26). Eine derartige Heteropolie wird regelmäßig in den Telophasen beobachtet. In der Regel liegen die in Rekonstruktion begriffenen Teile der beiden Kerne nach außen von der Medianlinie der sich teilenden Amoebe; eine solche Lage der Kerne läßt sich auch gut mit der Anordnung des eben genannten Spindelrestes in Einklang setzen. Es kommt allerdings ausnahmsweise, offenbar durch eine nachträgliche Drehung der Kerne um 180°, eine umgekehrte Orientierung vor. — Ein direkter Parallelfall zu der geschilderten Erscheinung ist mir nicht bekannt. Allerlei Übergänge hingegen zu dieser extremen Heteropolie lassen sich verzeichnen, und es ist u. a. klar, daß die Telophasen gegenüber den bald in dieser, bald in jener Form von zwei Centren beherrschten Metaphasen heteropolen Charakter tragen müssen. Vielleicht ist hier der Goldschmidtsche Befund einer »besonders aussehenden Plasmamasse«, welche bei *Mastigella vitrea* nach der Kernteilung sich zwischen den beiden Kernen ausspannt (»Archoplasma«) zu nennen (17, S. 124, Taf. VII, Fig. 38); außer dem einseitig anlagernden »Archoplasma« zeigen freilich die Kerne anscheinend keine Heteropolie.

In der Folge nimmt der Kern seine normale bläschenförmige Gestalt an, die Kernmembran ist bereits ausgebildet (Fig. 27). Das Chromatin ist auf dem Kerngerüst verteilt unter mehrfacher Bildung von dichten Ansammlungen. Ein Binnenkörper ist nicht vorhanden. Diesem Rekonstruktionsstadium kommt relativ lange Dauer zu und dasselbe wird oft angetroffen. — Die Einzelheiten der weiteren Vorgänge entziehen sich der genaueren Untersuchung. Der augenfälligste Fortschritt bezieht sich auf die Konzentration eines Teiles des Chromatins in einem großen Binnenkörper, wodurch der Chromatingehalt im übrigen Kern bedeutend abgeschwächt wird.

Ob außer dem dargestellten, ausgesprochen mitotischen Kernteilungstypus auch eine einfache direkte Kerndurchschnürung bei den *Paramoeba*-Arten vorkomme — ein Nebeneinander von zwei Teilungsarten, wie es für manche Amoeben bekannt ist — dürfte nach meinen Untersuchungen im negativen Sinne beantwortet werden. Die von mir manchmal beobachtete biscuitförmige Durchschnürung des Binnenkörpers läßt sich in anderer Weise, nämlich im Zusammenhang mit der später zu schildernden Mehrfachteilung des Binnenkörpers, verstehen. Vielleicht aber gehört eine Beobachtung Grassis hierher.

Indem Grassi von Amoeben berichtet, welche an der inneren Körperwand der Wirte festsitzen, fährt er fort: »In certi individui forse lì lì per immobilitarsi, il nucleo diventa a cifra otto, quasi tendesse a dividersi« (18, S. 189). Ein mitotisch nach obigem Typus sich teilender Kern kann kaum dieses Bild darbieten. —

Der Nebenkörper beginnt in der Regel nach dem Kern sich zu teilen, doch ist hier der Teilungsvorgang von viel kürzerer Dauer, so daß in der Mehrzahl der Fälle, bevor noch die Tochterplatten zur Rekonstruktion der Kerne schreiten, bereits zwei gesonderte Nebenkörper vorliegen (Fig. 22, 25). Im Einzelnen lassen sich aber allerlei Schwankungen in bezug auf den Teilungsmoment des Nebenkörpers feststellen und ausnahmsweise können, wie schon gesagt, zwei Nebenkörper in Gegenwart eines einzigen, sich noch nicht zur Teilung anschickenden Kernes vorliegen.



Textfig. 4.

P. chaetognathi. Teilung des Nebenkörpers. Schaudinnsche Lösung. Eisen-Hämatoxylin, Eosin. Vergr. 2700.

Der Teilungsprozeß des Nebenkörpers macht zunächst den Eindruck einer bloßen Durchschnürung, indem das in der Mehrzahl der Fälle stark gefärbte Mittelstück in zwei Teile zerfällt und diese, mitsamt den jederseits angebrachten plasmatischen Kappen und Centrosomen, nach den entgegengesetzten Richtungen auseinandergehen (Textfig. 4). Ob vor der eigentlichen Teilung die Centrosomen an jedem Pol in der Einzahl oder bereits verdoppelt sich vorfinden, scheint keinen Einfluß auf den Verlauf der Teilung zu haben. Im ganzen ist der Teilungsvorgang am Nebenkörper schwieriger zu beobachten, als am Kern. Nicht selten bei ausgezeichnet zum Vorschein tretender chromatischer Figur des Kernes macht der Nebenkörper den Eindruck eines schlecht konservierten Organells. — Äußerst selten gelingt es, durch richtige Abstufung der Färbung und durch die Gunst sonstiger Bedingungen genauere Einsicht in die Zusammensetzung des Mittelstückes während der Teilung zu gewinnen. Die Fig. 18*a* stellt ein derartiges Stadium bei *P. chaetognathi* dar. Die Centrosomen mit dem sie umgebenden Archoplasma zeigen bereits die deutliche Tendenz nach entgegengesetzten Seiten auseinanderzuweichen; der Nebenkörper nimmt infolgedessen stark gestreckte Gestalt an. Im Mittelstück werden nun zwei, gleichfalls offenbar in dizentrischer Wanderung begriffene Gruppen von Körnchen sichtbar; es sind das die für den Ruhezustand des Nebenkörpers früher beschriebenen Chromosomen. — Den geschilderten Vorgang bekommt man zu selten zu Gesicht, als daß genaueres Eingehen auf das Verhalten der einzelnen Bestandteile des Mittelstückes möglich wäre.

Die Centrosomen sind anscheinend Dauerorgane, welche nie zugrunde gehen. So läßt sich denn auch als die einzige Vermehrungs- und überhaupt Entstehungsart der Centrosomen nur diejenige durch Teilung, wie schon früher gesagt, nachweisen. Insbesondere liegen keinerlei Anzeichen für etwaige Abstammung der Centrosomen aus dem Mittelstück vor. —

Auf die Teilung des Kernes und Nebenkörpers folgt die Durchschnürung der Amoebe, was mehrfach im Endresultat auf Präparaten beobachtet wurde (Fig. 24). Das stimmt auch mit der von SCHAUDINN zweimal am Leben bei *P. eilhardi* gemachten Erfahrung überein. Meistens scheint die Plasmadurchschnürung zu geschehen bevor noch die Tochterplatten sich zu rekonstruieren beginnen. Als durchaus konstante Regel konnte festgestellt werden, daß in der sich teilenden Amoebe die Nebenkörper in bezug auf die Kerne nach innen, also der Medianlinie näher zu liegen kommen. Es läßt sich vielleicht diese Anordnung mit der meistens später als am Kern einsetzenden Teilung des Nebenkörpers in Zusammenhang bringen. Es ist wohl überflüssig zu erwähnen, daß stets bei der Teilung der Amoebe jede Teilhälfte einen Kern und einen Nebenkörper mitbekommt. Niemals habe ich Amoeben beobachtet, die mit zwei Kernen oder zwei Nebenkörpern versehen gewesen wären. Es wird wohl somit ein starkes Bestreben polaren Auseinanderweichens für die Teile des Kernes wie des Nebenkörpers angenommen werden müssen, wodurch immer heterogene Gebilde sich zusammenfinden. Etwaiges Vorhandensein näherer Beziehungen jeweilen zwischen Kern und Nebenkörper läßt sich hingegen durch Beobachtung nicht stützen und erscheint wenig wahrscheinlich.

Während des Teilungszustandes behält das Plasma der Amoeben sein gewöhnliches Aussehen bei. Die aus der Teilung hervorgegangenen Exemplare sind kaum nennenswert kleiner als die übrigen Amoeben und nur die abweichenden Kern- bzw. Nebenkörperverhältnisse verraten den soeben überstandenen Vermehrungsprozeß. Bei *P. pigmentifera* speziell deutet oft das im Plasma zerstreute Pigment auf die vorausgegangene Teilung; die Hauptmasse der Pigmentkörner begleitet aber ständig, wie schon früher gesagt, die Teilhälften des Nebenkörpers.

Nach dem eben geschilderten sind die schon oft besprochenen kleineren Formen von *P. chaetognathi*, welche vor allem durch ihr dicht gebautes Plasma charakterisiert erscheinen, sicher nicht als bloße Derivate von der gewöhnlichen Zweiteilung aufzufassen. Die oftmals auf konservierten Präparaten beobachtete starke Vorbuchtung des Ectoplasmas in einer Richtung (Fig. 6), läßt bestimmt auf lebhafte Beweglichkeit dieser Amoeben im Lebenszustand schließen. Wenn der letztgenannte Charakterzug der Vermutung, es lägen Jugendzustände vor, einige Wahrscheinlichkeit einräumen würde, so tritt dem anderseits der Befund entgegen, daß die kleinen Amoeben oft überaus reichhaltig mit der oben besprochenen färbbaren Substanz in Form von auffallend großen Körnern (metachromatische Körperchen?) beladen erscheinen. Manchmal sind gerade diese kleineren Formen allein mit sehr viel und zu groben Kugeln zusammengeballter färbbarer Substanz ausgestattet, während in den größeren Amöben des gleichen Ausstrichs davon nur wenig und in fein verteiltem Zustand zu bemerken ist[1]. In Teilung begriffen wurden die kleineren Formen von *P. chaetognathi* niemals beobachtet. — Weitere Untersuchungen sind nötig, um die Natur dieser Formen mit Sicherheit zu entscheiden. Aus eigner Erfahrung will ich freilich erwähnen, daß bei *A. blattae* kleine und auffallend stark bewegliche Amöben zur Cystenbildung schreiten; sie sind allerdings mehrkernig. Sollten vielleicht auch bei *P. chaetognathi* die kleineren, beweglichen Individuen Vorstufen von Dauerformen sein?

Cystenzustand unter natürlichen Verhältnissen innerhalb des Wirtstieres ist mir von keiner der beiden parasitischen Arten bekannt. Dagegen verfüge ich über eine, allerdings vereinzelt gebliebene Beobachtung, aus welcher sich entnehmen läßt, daß die Tiere außerhalb ihres eigentlichen Wohnsitzes in einen cystenähnlichen Dauerzustand übergehen können. Es handelt sich hierbei um accidentelle, nicht durch inneren Entwicklungsgang physiologisch bedingte Cystenbildung. Eine Anzahl aus der Schwanzleibeshöhle einer Sagitta künstlich befreiter Exemplare von *P. pigmentifera* haben sich während eines 24stündigen Verbleibens im Meerwasser zu cystenähnlichen Formen abgerundet. Die scharf begrenzte äußere Schicht war ausschließlich aus Ectoplasma zusammengesetzt; eine richtige, vom übrigen Inhalt durchaus gesonderte Cystenhaut, wie sie sonst bei Amoeben bekannt ist, war allerdings nicht nachzuweisen. Der Nebenkörper sowie der in diesem Falle im frischen Zustande sehr gut sichtbare Kern zeigten keine Besonderheiten.

---

[1] Die schon früher genannten Beobachtungen Reichenows an Kulturen von Haematococcus ließen allerdings den Gedanken, es lägen in den kleinen Amoeben jüngere Formen vor, wohl aufkommen; die färbbare Substanz wäre in diesem Fall bei großen Amoeben als aufgebraucht zu betrachten. (Vgl. Reichenow, l. c.)

Nach Grassi kommen bei den parasitischen Paramoeben Aggregationserscheinungen vor; oftmals sollen zwei oder mehrere Amoeben sich miteinander vereinigen unter Bildung eines kugelförmigen Körpers. Während sich das Endoplasma der einzelnen Amoeben jeweilen in Form von besonderen Gruppen abhebt, wird das Ectoplasma zu einer verkittenden Substanz, welche zugleich die gemeinsame Plasmamasse nach außen begrenzt. In derartigen Amoebenassoziationen geht nach Grassi die Bildung der geißeltragenden Elemente vor sich; doch soll dieser letztere Vorgang auch in isoliert bleibenden Amoeben Platz greifen. Auf diese Frage der Schwärmer- oder richtiger Gametenbildung komme ich im nächsten Kapitel zurück.

Aus eigner Anschauung kann ich über die nach Grassi geschilderten plasmogamischen Erscheinungen nicht berichten. In größerer Anzahl dicht beisammenliegende Amoeben, besonders bei *P. chaetognathi*, habe ich beobachtet; echte Plasmogamie hingegen nicht. Vielleicht daß die Untersuchungen auch über eine andre Jahreszeit ausgedehnt werden müssen.

3. Die Gameten von P. pigmentifera.

Bereits Grassi waren geißeltragende Formen, die er eben mit dem indifferenten Namen »elementi flagelliferi« belegt hatte, aus dem Entwicklungscyclus von *Paramoeba* bekannt. Aus der Beschreibung Grassis scheint hervorzugehen, daß er dieselben nur bei *P. pigmentifera* beobachtet hatte[1]. Ein derartiges Verhalten stimmt mit meinen Befunden überein; niemals habe ich die Gameten bei *P. chaetognathi* zu Gesicht bekommen.

Die Darstellung Grassis knüpft an die Entstehungsweise der »elementi flagelliferi« an. Grassi hebt das gleichmäßige Auftreten von vielen rundlich-ovalen Körperchen mit dem maximalen Durchmesser von 3 Mikromillimeter im Plasma der Amoeben hervor. Die Vorgänge beziehen sich sowohl auf isoliert bleibende wie auf plasmogamisch untereinander vereinigte Amoeben. In diesem Sinne heißt es weiter: »In appresso tanto i corpicciuoli delle Amibe isolate quanto quelli delle Amibe aggregate sogliono separarsi gli uni dagli altri; ingrandiscono e raggiungono perfino la lunghezza di sette e la larghezza di tre micromillimetri; conservano però la forma irregolarmente ovoidale. Tutti questi corpicciuoli una volta separatisi l'uno dall'altro sono evidentemente appiattiti tanto che la lor grossezza è forse appena un micromillimetro; da uno dei due poli dell'ovoide parte un flagello lungo circa due volte l'asse maggiore dell'ovoide stesso; in grazia di questo flagello il corpicciuolo è mobile. Quando e come si formi il flagello io non ho potuto osservare. Alla parte centrale dei corpicciuoli isolati si trovano ancora quei granelli che vi avevamo avvertiti quando erano ancora associati. Parecchie volte mi parve evidente che questi elementi flagelliferi si conjugassero a due a due«. Die weitere Beschreibung dieser Elemente schließt Grassi mit der Bemerkung ab: »Infine è degna di nota la costante assenza di un nucleo« (18, S. 190).

---

[1] Die einzige Angabe, die in dieser Hinsicht Aufschluß erteilt, besteht in einer Bemerkung bei der Tafelerklärung und lautet: «Tutti gli elementi flagelliferi qui disegnati appartengono alle Amibe Pigmentifere.» (18, S. 224).

Zu eignen Beobachtungen übergehend hebe ich zunächst hervor, daß die Gameten — wenn überhaupt vorhanden — fast immer in sehr großer Anzahl in der Schwanzleibeshöhle der Sagitten auftreten, meistens gleichzeitig mit den Amoeben, niemals ohne einen Überrest von einigen wenigen Amoebenindividuen. Nicht selten habe ich die Erfahrung gemacht, daß die Gameten anscheinend mit einer gewissen Vorliebe besonders bei Sagittenexemplaren auftreten, deren männliche Keimzellen ihre volle Reife erlangt haben, ja, wo die Mehrzahl der Spermatozoen bereits entleert worden ist. Dieses Zusammentreffen stimmt mit der von Grassi festgestellten Tatsache überein, daß, je älter das Wirtstier desto älter auch die ihn bewohnenden Amoeben zu sein pflegen, vorausgesetzt — worüber kein Zweifel herrschen kann — daß die Gameten einen gewissen Abschluß in der Entwicklung der Amoeben darstellen. In der leer gewordenen Schwanzleibeshöhle bewegen sich die Gameten lebhaft unregelmäßig wackelnd und lassen am Leben einen winzigen Pigmentfleck erkennen.

Die Größe des Gametenkörpers beträgt 7—9 μ. Die Gestalt der Gameten ist ungefähr keilförmig, im Querschnitt sind sie schwach abgeplattet (Taf. VIII, Fig. 28*a* u. folgende). Das breitere Vorderende trägt eine äußerst feine, nicht immer leicht nachweisbare, den Körper zwei- bis dreimal an Länge übertreffende Geißel. Das Plasma der Gameten ist wenig färbbar und erscheint grob und unregelmäßig vacuolisiert, worauf schon auch Grassi hingewiesen hatte. Eine sehr zarte Pellicula umgrenzt den Körper, unter Umständen kann man ein Sichzurückziehen des Inhaltes von der Pellicula bemerken. Kern und Nebenkörper sind in der Nähe des Vorderendes im Plasma eingebettet, in der Regel rechts und links von der Medianlinie, der rundliche Kern zumeist vor dem ovalen mit seiner längeren Achse quergestellten Nebenkörper. Der Kern zeigt vorwiegend spärliches, staubförmig im ganzen Kernraum verteiltes Chromatin; seltener tritt ein runder Binnenkörper zutage. (Fig. 28*b*, *c*). Manchmal scheint das gesamte Chromatin des Kernes in einer einzigen Schleife kondensiert zu sein (Fig. 28*d*).

Der Nebenkörper, wie man ihn gewöhnlich an den Gameten zu Gesicht bekommt, entspricht nur dem Mittelstück des Nebenkörpers im Amoebenzustande. Dementsprechend gibt er auch das gleiche Bild in gefärbten Präparaten, wie jenes. Der Nebenkörper nimmt außerordentlich begierig Delafields- sowie Eisenhämatoxylin auf; mit diesen Färbemethoden behandelt erscheint er als ein einfaches intensiv dunkles Korn (Fig. 28*a*, *c* usw.). Gänzlich ungefärbt bleibt hingegen dieses Gebilde nach Anwendung von Boraxcarmin, in vollkommener Übereinstimmung zum respektiven Verhalten des Mittelstückes im Amoebenzustand (Fig. 28*b*). Der im frischen Zustande am Gametenkörper wahrnehmbare winzige Pigmentfleck (vgl. Grassis Fig. 38, Taf. IV) dürfte wohl, wie bei der Amoebe, dem Nebenkörper entsprechen; leider läßt sich an konservierten Präparaten keine Pigmentlage am Nebenkörper feststellen. — Im übrigen besteht kein Zweifel, welches von den beiden im Vorderteil des Gameten angebrachten Gebilden als Kern bzw. Nebenkörper anzusprechen ist. Auffallenderweise betont Grassi, trotz Anwendung der Färbemittel, den konstanten Mangel eines Kernes (s. oben); durch diesen Umstand veranlaßt, belegt Grassi die Gameten gelegentlich mit dem Namen »larve monadiformi«.

Es muß hervorgehoben werden, was die Figuren übrigens ohne weiteres klar zum Ausdruck bringen, daß das Mittelstück des Nebenkörpers im Gametenzustand relativ, d. h. im Verhältnis zum Kern viel umfangreicher erscheint, als das im Amoebenzustand der Fall ist.

Die im Amoebenzustand so reichlich vorkommenden metachromatischen Körperchen werden bei den Gameten nicht beobachtet. Auch sonst fehlen jegliche Einschlüsse; die Ernährung wird auf osmotischem Wege besorgt. Mitunter hat man den Anschein, als ob unterhalb des Hauptkernes zwei Vacuolen mit einer gewissen Konstanz aufträten. (Fig. 28*f*).

Über den Ursprung der Geißel im Plasma sich Klarheit zu verschaffen, fällt sehr schwer; selbst Eisenhämatoxylinpräparate versagen meistens in dieser Hinsicht. Nach einer ausgedehnten Prüfung finde ich in seltenen Fällen ein Basalkorn als Geißelwurzel; dasselbe liegt am vorderen Körperende, median vor dem Kern und Nebenkörper und steht anscheinend mit dem Kern in fädiger Verbindung. — Ein axiales Stützorganell im Körper der Gameten ist nicht nachzuweisen.

Chromatophoren irgend welcher Art fehlen vollkommen.

Eine gewisse Bedeutung sehe ich mich veranlaßt der Beobachtung zuzuschreiben, daß Kern und Nebenkörper auf einem bestimmten Zustand durch einen deutlich darstellbaren Faden miteinander verbunden erscheinen; der Faden ist auch mit Delafields Hämatoxylin darstellbar (Fig. 28*d*, *g*, *h*). Dieser Befund könnte vielleicht auf die Entstehung des Kernes und des Nebenkörpers aus einem einzigen Kern auf dem Wege einer heteropolen Teilung hinweisen, doch fehlen mir die entscheidenden Stadien um eine solche Annahme sicher zu begründen.

Am Kern wie am Nebenkörper lassen sich in bestimmten Fällen, also durchaus nicht immer, Centriolen nachweisen. Dieselben liegen jeweilen in der Zweizahl außerhalb der genannten Gebilde und sind je ein Paar untereinander durch eine mehr oder weniger deutliche Centrodesmose verbunden, wie die Fig. 29*a* es veranschaulicht. Es liegen somit in beiden Fällen extranucleäre Centralspindeln vor; diejenige des Hauptkernes nimmt oft bogenförmigen Verlauf, die des Nebenkörpers ist geradlinig und vielleicht zum Teil in denselben schwach eingesenkt. Einiges scheint dafür zu sprechen, daß die Centriolen des Kernes ursprünglich intranucleär angebracht sind (Fig. 29*c*), in welchem Fall Übereinstimmung mit der reduzierten und nur während der Teilung in günstigen Fällen nachweisbaren Centrodesmose des Kernes im Amoebenzustand vorliegen würde. Die Centriolen des Nebenkörpers dürften bestimmt den Centrosomen im Amoebenzustand entsprechen, dagegen ist in deren Umkreis kein besonders differenziertes Plasma, wie im letztgenannten Fall, wahrzunehmen. Während ferner der Nebenkörper der Amoebe dauernd mit Centrosomen versehen ist, scheinen diese letzteren im Gametenzustand nur in bestimmten Phasen aufzutreten. Vielleicht wäre ein manchmal in der Nähe des Nebenkörpers nachweisbares Korn mit der Bildung der extranucleären Spindel in Beziehung zu setzen. (Fig. 29*d*).

Die Gameten werden somit des öfteren in Vorbereitung zur Teilung vorgefunden und in der Tat läßt sich dieser Vorgang mit Leichtigkeit auf Präparaten beobachten. Mit Nachdruck hebe ich hervor, daß ich mich hier wie im Amoebenzustand von vollständig unabhängig verlaufendem Teilungsmodus am Kern und am Nebenkörper überzeugen konnte. Aus ihrer für die Ruhe normalen Lage werden Kern und Nebenkörper derart herausgebracht, daß der letztere vor den ersteren zu liegen kommt; beide teilen sich gleichzeitig (Fig. 30*a*—*i*); zum mindesten für den Kern steht die Beteiligung seiner eignen Spindel am Teilungsvorgang fest; die Spindelaxen beider Gebilde liegen parallel zueinander, stets aber weit voneinander entfernt; ihre Richtung ist senkrecht zur Längsachse des Gameten. In keiner Weise hat der sich teilende Nebenkörper mit Spindel und Spindelpolen des Kernes etwas zu tun. Über die Richtigkeit dieser Angaben ist jeder Zweifel ausgeschlossen.

Der Nebenkörper färbt sich auch während der Teilung so stark mit Hämatoxylin, daß er als ein einfaches dunkles, sich hantelförmig durchschnürendes Korn erscheint. Auch das Verhalten der Centriolen des Nebenkörpers ist kaum zu verfolgen; die zwischen den Teilhälften sich ausspannende fadenförmige Brücke scheint mir nicht auf die Centralspindel, sondern auf bloße ausgezogene Membran des Nebenkörpers zurückzuführen zu sein, wie ja das manchmal auch sonst an Kernen von Protozoen beobachtet wird. — Am winzigen Kern lassen sich in bezug auf Chromatinverhältnisse nicht alle Stadien der Teilung beobachten. Es scheint anfangs eine periphere Verteilung des Chromatins Platz zugreifen (Fig. 30*b*). Deutliche Tochterplatten werden in der Telophase sichtbar (Fig. 30*i*)[1]; diese letztere Phase scheint übrigens inbezug auf die Körperteilung bald früher bald später aufzutreten. Die Centriolen liegen meistens direkt über den Teilhälften des Kernes und heben sich infolgedessen zu wenig von den Chromatinkörnchen ab. Die faserige Spindel wird oft als ein breites, zwischen den Tochterkernen sich ausspannendes Band beobachtet.

Es scheint, daß das Basalkorn der Geißel gleichfalls eine Teilung durchmacht (Fig. 30*g*). Das Verhalten der Geißel selbst entzieht sich einer unmittelbaren genauen Beobachtung. Doch kann man wohl aus dem Befund, daß ein noch nicht vollkommen durchgeschnürter Gamet bereits zwei gleich große Geißeln aufzuweisen hatte (Fig. 30*h*), darauf schließen, daß die alte Geißel abgeworfen wird und zwei neue an den Teilhälften sich bilden.

Die Durchschnürung des Gametenkörpers geschieht in Form einer Längsteilung.

---

[1] In Rücksicht auf die weit fortgeschrittene Phase sind vielleicht in den genannten Gebilden nicht Tochterplatten zu sehen, sondern Schleifen, wie sie in der Einzahl manchmal dem ruhenden Kern zukommen (vgl. Taf. VIII, Fig. 28*d*).

Die Teilungsfähigkeit der geschilderten geißeltragenden Formen könnte vielleicht Zweifel aufkommen lassen, ob denn dieselben überhaupt als Gameten aufzufassen wären. Diesem Zweifel wäre eine gewisse Berechtigung nicht abzusprechen, wenn ich nicht Reifungserscheinungen am Kern der Gameten beobachtet hätte. Die eigentliche Reifungsteilung entzieht sich freilich der Beobachtung. Hingegen werden nicht sehr selten zwei winzige Kerne am Hauptkern angetroffen, sei es beidseitig polar, sei es einseitig an ihm angebracht (Fig. 31*a*, *b*); für diese erblicke ich die nächstliegende Deutung als Reifungskerne.

Grassi schrieb von den geißeltragenden Formen, wie schon einmal zitiert: »Parecchie volte mi parve evidente che questi elementi flagelliferi si coniugassero a due a due«, und er bildet dicht aneinander klebende Körperchen als Konjugationsstadien, allerdings mit Fragezeichen versehen, ab. Der Zweifel ist hier berechtigt gewesen, denn das bloße paarweise Auftreten von Gameten ohne die nähere Berücksichtigung der Kernverhältnisse, entscheidet noch nicht, ob Teilung oder Copulation vorliegen.

Ich glaube ein einziges Mal einem Copulationsstadium begegnet zu sein, welches in Fig. 32 abgebildet wird. Während bei der Teilung jeweilen Kern mit Kern, Nebenkörper mit Nebenkörper bald mehr bald weniger deutlich verbunden erscheinen, ist es im vorliegenden Fall gerade umgekehrt, wenigstens was das eine an der Copulation beteiligte Individuum anbetrifft: sein Kern und Nebenkörper sind untereinander durch einen deutlichen Faden verbunden, wie das oben für bestimmte Zustände der Gameten geschildert worden ist. Ferner erscheinen Kerne und Nebenkörper in einer gegenseitigen Lage, welche während der Teilung durchaus ungewohnt ist; die betreffenden Spindelachsen müßten sich in diesem Fall kreuzen. Schließlich weist der Hauptkern einen merkwürdig dreiteiligen Bau auf, welcher wohl als Bildung zweier Richtungskerne zu deuten wäre. Es würde freilich danach eine sehr spät eingreifende Richtungsteilung vorliegen. Allzuweitgehende Konsequenzen will ich an diesen einzig gebliebenen Fall nicht anknüpfen, und es müssen weitere Beobachtungen abgewartet werden. — Immerhin dürfte genügendes Material beisammensein, um die Auffassung der geißeltragenden Formen als Gameten zu rechtfertigen. Es liegt nach meinem Dafürhalten Isogamie vor.

Was die Entstehungsweise der Gameten anbetrifft, so schicke ich gleich voraus, daß es mir nicht gelungen ist, dieselbe aufzuklären. Der von Schaudinn für *P. eilhardi* geschilderte und wohl allgemein bekannte Vorgang der multiplen Teilung des Kernes und des Nebenkörpers innerhalb einer Cyste, wurde von mir niemals bei den parasitischen Arten angetroffen. Auch die früher erwähnten abgerundeten Formen von *P. chaetognathi* mit einigermaßen modifiziertem Ectoplasma sind kaum als Vorstufe zu einer solchen Cystenbildung aufzufassen. Als einzige Parallele zu den von Schaudinn innerhalb der Cyste geschilderten Teilungsvorgängen könnte ich nur einige Fälle von eigentümlichem Zerfall des Binnenkörpers im Kern, bei unverändert bleibendem Nebenkörper, anführen. Die Fig. 33 ist gewählt worden. um einen solchen Fall zu illustrieren. Die Zerfallsprodukte des Binnenkörpers (vielleicht bereits als Sekundärkerne aufzufassen?) scheinen den Hauptvorrat vom Chromatin des Kernes in sich zu bergen; sie sind nicht alle an Größe untereinander gleich und auch nicht alle von regelmäßig-ovaler Gestalt. Über ihr Schicksal kann ich leider nichts aussagen, doch scheinen sie mir entschieden nicht in die gewöhnlichen Phasen des sich teilenden Kernes zu gehören. Mit aller Reserve mag diese Erscheinung hier bei Anlaß der Besprechung des noch unbekannten Modus der Gametenbildung erwähnt werden. — Als Vorstufe zu dieser multiplen Teilung des Binnenkörpers kann vielleicht das in Fig. 14*b* dargestellte Verhalten des Kernes betrachtet werden; das betreffende Exemplar von *P. pigmentifera* stammt aus einem Wirt, der auch zahlreiche Gameten beherbergte.

Grassi hatte zwar für die Amoeben aus Chaetognathen (es ist wohl immer *P. pigmentifera* gemeint) eine recht bestimmt lautende Darstellung von der Gametenbildung gegeben; diese ist auch vorhin ausführlich zitiert worden. Man muß sich aber vergegenwärtigen, daß Grassi selbst diesem Abschnitt seiner Arbeit eine Bemerkung vorausschickt, wonach es unmöglich erscheint. die verschiedenen Entwicklungsstadien der Amoeben in ihrer Succession direkt zu beobachten, daß man vielmehr auf eine Kombination von einzeln gemachten Befunden angewiesen ist. Nach meinen fruchtlosen Bemühungen den Entstehungsmodus der Gameten zu finden. halte ich es für sehr wahrscheinlich — und übrigens in Anbetracht der Anwendung primitiver Methoden durchaus verständlich — daß Grassi indifferente Granulationen im Plasma von *Paramoeba* mit Anlagen der geißeltragenden Elemente verwechselt hatte. Außerordentlich dichte Scharen von Gameten habe ich beobachtet. offenbar waren dieselben eben gebildet worden und Fig. 34 stellt ein Fragment von einer solchen dichten Anhäufung der Gameten dar; doch ließ sich kein Rückschluß auf die Art ihrer Entstehung machen. Das einzige, was jüngeren Charakter solcher Gameten verrät, ist ihre zum Teil unregelmäßige, weniger differenzierte

Gestalt. Erschwert wird die Untersuchung u. a. auch dadurch, daß in der Spermatogenese von Chaetognathen, welche sich ja in der Schwanzleibeshöhle abspielt, kleine einkernige Elemente vorkommen, die in der Größe, Konstitution und Färbungscharakter des Plasmas sowie im Aussehen des Kernes den weniger differenzierten Gameten sehr nahe kommen und namentlich bei der Entscheidung der oben berührten Frage, ob die Gameten ursprünglich mit einem einzigen Kern versehen sind, hinderlich in den Weg treten.

Wie schon erwähnt, dürfte die Gametenbildung einen gewissen Abschluß der Entwicklungsperiode der Amoeben in der Schwanzleibeshöhle von Sagitten bedeuten, worauf mit Recht GRASSI hingewiesen hatte, und was auch aus dem Umstand zu entnehmen ist, daß oft Gameten in bereits entleerter Schwanzleibeshöhle angetroffen werden. Damit stimmt es gut zusammen, daß nicht selten gleichzeitig mit den Gameten offensichtliche Degenerationszustände der Amoeben auftreten, — es ist hier immer von *P. pigmentifera* die Rede. Diese in Zerfall begriffenen Formen sind schon oben besprochen worden, und insbesondere wurde auf ihre mit DELAFIELDS Hämatoxylin sich stark färbenden, zum Teil kernähnlichen Granulationen im Plasma hingewiesen. Eine Zeitlang habe ich geglaubt, es lägen — beim zerfallenden Kern und Nebenkörper — Chromidien vor, welche für die Bildung der Gametenkerne bestimmt wären. Eingehende Untersuchung hatte mir aber das Verfehlte dieser Idee gezeigt. Die betreffenden Amoeben sind keine Entwicklungsstadien der Gametenbildung, sondern degenerierende Formen, welche nach vollendeter Gametenbildung übrig bleiben; daher das trügerische zeitliche Zusammenfallen von Gameten und eigentümlichen Amoeben.

Weitere Untersuchungen sind nötig, um die Entwicklungsgeschichte der Gameten klarzustellen.

Wenn derart in morphologischer Hinsicht Lücken im Entwicklungscyclus der parasitischen Paramoeben bestehen bleiben, so gilt das auch in bezug auf die Art und Weise der Übertragung der Parasiten von Wirt zu Wirt. Daß *P. chaetognathi* andre Species der Chaetognathen bevorzugt, als *P. pigmentifera*, ist schon eingangs erwähnt worden; ob freilich eine wirklich scharfe Sonderung in dieser Hinsicht, wie GRASSI es will, vorliegt, möchte ich dahingestellt sein lassen. Über die Lebensfähigkeit der Amoeben wie der Gameten außerhalb ihrer Wirte systematische Untersuchungen anzustellen, ist mir nicht möglich gewesen. Die gelegentliche Beobachtung der Cystenbildung im Meerwasser wurde bereits erwähnt. In Anbetracht des Umstandes, daß die Sagitten in der Regel scharenweise auftreten, dürfte die Annahme nicht unwahrscheinlich sein, daß die Amoeben (vielleicht auch die Gameten?) aus den Samenblasen, wo sie ja beobachtet worden sind, austreten und nach kurzem Flottieren im Meer andre Wirtsexemplare wohl wieder auf dem Wege durch die männliche Geschlechtsöffnung befallen. Im Körper der Sagitten dürften die Amoeben übrigens weitgehende Wanderungen ausführen können. GRASSI vermutet z. B., daß dieselben durch das dünne Septum an der Grenze von Rumpf- und Schwanzleibeshöhle zu passieren vermögen. Anderseits führt GRASSI das konstante Fehlen der Amoeben in jungen Exemplaren von Sagitten auf den Mangel einer Kommunikation zwischen der Schwanzleibeshöhle und der Außenwelt zurück. Im Darmkanal sind die Paramoeben, wie schon erwähnt, niemals beobachtet worden, so daß eine Infektion durch den Mund — trotz des gelegentlichen Vorkommens der Parasiten in der Kopfleibeshöhle — wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Auch dürfte die Gewohnheit der räuberischen Chaetognathen ihresgleichen aufzufressen, was übrigens in der freien Natur wohl seltener als unter abnormen Bedingungen in einem Behälter mit Meerwasser vorkommen wird, kaum als regelrechter Weg der Infektion betrachtet werden.

Allgemeiner Teil.

Zunächst soll der Vergleich zwischen den beiden parasitischen Arten und *P. eilhardi* Schaudinns, obschon da und dort im Lauf der Darstellung bereits berührt, systematisch durchgeführt werden. In dem allgemeinen äußeren Charakter stehen alle drei Formen einander sehr nahe, wenn man von dem besonderen in die Augen springenden Kennzeichen von *P. pigmentifera* absieht. Die für *P. eilhardi* als Maximum angegebene Größe von 90 μ wird freilich von keiner der zwei hier beschriebenen Formen erreicht. Auch scheint Pseudopodienbildung bei der freilebenden Species in viel reicherem Maße Platz zu greifen. Die nach SCHAUDINN in seltenen Fällen, namentlich bei ganz jungen Exemplaren konstatierbare diffuse gelblich-braune Färbung des Plasmas wird mit einiger Wahrscheinlichkeit mit den Chromatophoren der Flagellatengeneration in Beziehung gebracht (doch vgl. auch weiter unten). Gegenüber dem sonst farblosen Plasma ist das dunklere Aussehen desselben bei *P. chaetognathi* zu erwähnen. Der Gedanke ist bereits früher gestreift worden, daß möglicherweise diese Eigenschaft des Plasmas von *P. chaetognathi* in der Pigmentbildung um den Nebenkörper von *P. pigmentifera* ihr Gegenstück findet. Die überaus reiche Entwicklung von Flüssigkeitsvacuolen im Entoplasma haben alle drei Formen miteinander gemein. In bezug auf die Nahrungskörper ist selbstverständlich ein weitgehender Unterschied durch die abweichende Lebensweise gegeben: *P. eilhardi* ernährt sich von einzelligen Algen, Diatomeen und Bacterien, die Parasiten der Chaetognathen hingegen sind, soweit mir bekannt, ausschließlich auf männliche in Entwicklung begriffene Keimzellen bezw. das Serum, in welchem diese flottieren, angewiesen. Bakterien, die ja sonst viel von Amoeben aufgelesen werden, habe ich als Nahrung nie beobachtet. Über das besondere Verhalten der verschiedenartigen Plasmaeinschlüsse mag auf die diesbezügliche Darstellung im speziellen Teil verwiesen werden. Als merkwürdig muß ich allerdings hervorheben, daß SCHAUDINN bei *P. eilhardi* die sonst so leicht nachweisbaren, ja in die Augen springenden »metachromatischen Körperchen« gar nicht erwähnt. Vielleicht ist dieser, so viel es scheint, tatsächlich existierende Unterschied zwischen *P. pigmentifera* bzw. *chaetognathi* und *P. eilhardi* auf die grundverschiedene Ernährungsweise der Amoeben zurückzuführen; es ließe sich möglicherweise mit mehr Berechtigung ein Zusammenhang zwischen der stark nucleinhaltigen Nahrung und den metachromatischen Körpern bei parasitischen Arten statuieren.

In bezug auf die Konstitution des Hauptkernes sind keine nennenswerten Differenzen zu verzeichnen; immerhin scheint kugelige Gestalt bei *P. eilhardi* gegenüber der mehr ovalen bei parasitischen Arten vorzuwiegen.

Mehr Abweichungen hingegen ergeben sich beim Vergleich des »Nebenkörpers«. Zunächst ist hier schon dessen äußere Gestalt zu nennen: nach SCHAUDINN ist der Nebenkörper bei den »kleinsten Amoeben« kugelig; »mit dem Wachstum der Amoeben streckt er sich in die Länge und nimmt wurstförmige Gestalt an« (47, S. 34). Verhältnisse, welche weder für *P. pigmentifera* noch für *P. chaetognathi* Geltung haben. »Der wurstförmige Körper liegt stets der Oberfläche des Kernes dicht auf«, eine Beobachtung, die — wie schon früher gesagt — auf die zwei parasitischen Arten nicht direkt übertragen werden kann. Zum Studium am Leben scheint der Nebenkörper von *P. eilhardi* ungleich geeigneter zu sein, als bei den mir vorliegenden Amoeben. Während des größten Teiles des Amoebenzustandes sind im SCHAUDINNschen Fall bereits im Leben »drei scharf gesonderte Abschnitte zu erkennen, ein mittlerer, stark lichtbrechender Abschnitt hebt sich scharf von zwei blassen halbkugeligen Seitenteilen ab. Das Mittelstück erscheint am lebenden Tier grobgranuliert und zeigt bisweilen eine feinnetzige oder auch längsstreifige Struktur. Die ihm zu beiden Seiten aufsitzenden hellen Halbkugeln enthalten im Innern ein oder wenige stärker lichtbrechende Körnchen« (47, S. 34). Angaben über die genauere Anzahl dieser letzteren werden auch in der weiteren Darstellung SCHAUDINNS nicht gegeben, aus SCHAUDINNS Fig. II wäre aber wohl sicher zu entnehmen, daß in den »halbkugeligen Seitenteilen« normalerweise je ein großes Korn — ohne Zweifel das von mir als Centrosoma bezeichnete Gebilde — sich vorfindet. Somit ließe sich in bezug auf diesen wichtigen Punkt Übereinstimmung feststellen. — In Abhängigkeit von der allgemeinen Gestalt des Nebenkörpers, oder vielleicht eher umgekehrt diese bedingend, erscheint dsa Mittelstück von *P. eilhardi* viel mehr in der Richtung der Längsachse des Nebenkörpers ausgezogen, als das bei den parasitischen Formen der Fall ist.

Was das Verhalten des Nebenkörpers gegen Farbstoffe anbetrifft, so läßt sich leider ein Vergleich in dieser Hinsicht nicht in allen Einzelheiten durchführen, weil SCHAUDINNS diesbezügliche Resultate nur äußerst summarisch — dem Charakter seiner Abhandlung als vorläufiger Mitteilung entsprechend — registriert worden sind. So berichtet SCHAUDINN in bezug auf den Nebenkörper: »Während er mit den gewöhnlichen Kernfärbemitteln, wie Safranin, Boraxcarmin, Eosin, Hämatoxylin sich wenig oder gar nicht färbt, nimmt sein Mittelstück bei Anwendung der Eisenhämatoxylinfärbung nach BENDA-HEIDENHAIN eine tief dunkelblaue Färbung an.« Durch eine geringfügige Modifikation dieser Methode konnte SCHAUDINN eine tiefschwarze Färbung des Mittelstückes erzielen, während das Chromatin des Kernes ungefärbt geblieben war; »doch ist zu bemerken, daß hierbei nur die im Leben stark lichtbrechenden Körnchen, die dasselbe (= Mittelstück) dicht erfüllen, die Färbung annehmen, die Zwischensubstanz bleibt farblos; ebenso färben sich in den seitlichen Halbkugeln nur die Körnchen schwarz. Die im Nebenkörper enthaltenen Körnchen verhalten sich also den Farbstoffen gegenüber ebenso, wie die Centrosomen (bzw. Microcentren) in den Sphären der Metazoenzellen« (47, S. 35). Trotz der gedrängten Kürze dieser Darstellung glaube ich, daß man übereinstimmendes färberisches Verhalten in SCHAUDINNS bzw. meinem Fall annehmen kann; besonders auffallend bleibt es mir freilich, daß SCHAUDINN keine nennenswerte Affinität des Mittelstückes zu DELAFIELDS Hämatoxylin (denn dieses ist wohl mit »Hämatoxylin« gemeint) hervorhebt. SCHAUDINNS Hinweis auf die Centrosomenähnlichkeit der

»Körnchen« im Nebenkörper kann nicht ohne Weiteres im Sinne der von mir im Speziellen Teil vertretenen Auffassung verwertet werden: SCHAUDINN hatte damit sicher sowohl die im Mittelstück eingeschlossenen wie die den seitlichen »Halbkugeln« zukommenden Körnchen gemeint, — meiner Ansicht nach eine Vermengung von durchaus heterogenen Gebilden.

SCHAUDINNS Beobachtungen über die Teilung der Amoeben sind nur sehr fragmentarisch geblieben. Aus dem Studium des lebenden Materials konnten keine Daten in bezug auf den Teilungsmodus des Kernes und des Nebenkörpers eruiert werden. An konservierten Amoeben hatte SCHAUDINN in manchen Fällen festgestellt, daß die Teilung des Nebenkörpers vor der des Kernes erfolgt, ein Verhalten, das — wie früher dargestellt — auch bei *P. pigmentifera* und *P. chaetognathi* angetroffen werden kann, aber keineswegs eine Regel bildet. Die Kerne zeigten nach SCHAUDINN Veränderungen, »welche auf eine mitotische Kernteilung hinwiesen« (47, S. 35). Daß der Nebenkörper den Kern zuletzt im Wachstum bedeutend überflügelte, kann ich für die parasitischen Formen nicht verzeichnen. »Die größten Amoeben, die ich beobachtet habe (90 μ Durchmesser) zeigten einen Nebenkörper von doppelter Größe als der Kern; auch hatte er seine Struktur verändert.« (47, S. 35). Ebensowenig konnte ich jemals die genannte Strukturveränderung des Nebenkörpers beobachten, von der SCHAUDINN weiter folgendes Bild entwirft: »Die Differenzierung im Mittelstück und Seitenteilen war verschwunden, und der ganze Körper erschien als Kugel mit netzartiger Struktur; in den Knotenpunkten des Maschenwerkes befanden sich größere kugelige Körner (etwa 1 μ groß), die bei der HEIDENHAINschen Centrosomenfärbung tiefschwarz gefärbt wurden. Wenn die Nebenkörper diese Struktur zeigen, befinden sich die Amoeben häufig schon im Beginn der Enzystierung« (47, S. 35—38).

Während somit zunächst nach dem Vorstehenden die drei *Paramoeba*-Arten in ihrem gewöhnlichen, vegetativen Zustand weitgehende Übereinstimmung ihrer Struktur zeigen, so läßt sich in Anbetracht der soeben zitierten Erscheinungen das Gleiche für den Cystenzustand nicht behaupten: im Gegensatz zu *P. eilhardi* habe ich bei den parasitischen Arten diesen Zustand bis jetzt niemals zu Gesicht bekommen. Die von SCHAUDINN innerhalb der Cyste beobachtete Kern- und Nebenkörpervermehrung ist zu bekannt, als daß ich nötig gehabt hätte auf diese multiple Teilung näher einzugehen, zumal da ich, wie gesagt, dieser Erscheinung aus eignem Studium nichts Ähnliches zur Seite zu stellen habe. Höchstens ist es die früher erwähnte in ihrer Bedeutung noch unbekannte Zerfallsteilung des Binnenkörpers im Kern.

Vollends scheint der »Flagellatenzustand« in der von SCHAUDINN beschriebenen Form ausschließlicher Besitz von *P. eilhardi* zu sein[1]. Bekanntlich bezeichnet dieser Autor die Flagellatengeneration als Schwärmer. Dieselben sind »oval, seitlich etwas komprimiert und am Vorderende schräg abgestutzt oder etwas ausgebuchtet. Vom Grunde dieser Ausbuchtung senkt sich ein nicht sehr scharf ausgeprägter, röhrenförmiger Schlund in das Innere etwa bis zur Mitte des Körpers; neben der Mundöffnung inserieren die beiden gleich langen Geißeln. Der Kern liegt im hinteren Teil des Körpers, der Nebenkörper in der Richtung der Längsachse dicht vor ihm« (47, S. 37). Die ausgewachsenen Schwärmer sind etwa 12 μ lang und braungelb gefärbt; die Färbung rührt von zwei großen plattenförmigen Chromatophoren, welche den größten Teil der Bauch- und Rückenseite einnehmen. Der von den Chromatophoren frei gelassene Raum in der Mitte des Körpers ist häufig dicht mit Stärkekörnchen erfüllt. — Diesem Befund SCHAUDINNS stehen bei *P. pigmentifera* keilförmige, bis 9 μ große, mit einer einzigen sehr langen Geißel ausgestattete Gameten gegenüber, welchen Chromatophoren oder vergleichbare Gebilde vollständig fehlen. Kern und Nebenkörper liegen im vorderen Körperteil nebeneinander.

Sowohl den Schwärmern SCHAUDINNS wie den Gameten in meinem Fall kommt die Fähigkeit sich durch Längsteilung zu vermehren zu. Während die Schwärmer von *P. eilhardi* sich direkt in kleine Amoeben umwandeln, wonach der Zeugungskreis von *P. eilhardi* nach SCHAUDINN geschlossen erscheint, lassen sich bei den Gameten von *P. pigmentifera* untrügliche Anzeichen einer Vorbereitung zur Copulation wahrnehmen.

Es ist aber das spezielle Verhalten des Kernes und des Nebenkörpers bei der Teilung von Schwärmern bzw. Gameten, welches einen besonders markanten Unterschied zwischen *P. eilhardi* und *P. pigmentifera* stabiliert. Allbekannt sind heute die diesbezüglichen Vorgänge in den Schwärmern von *P. eilhardi* nach SCHAUDINNS Darstellung: die Streckung des Nebenkörpers zur Spindelform, deren Pole aus färbbaren, deren Mittelstück aus nicht färbbaren Bestandteilen gebildet wird; Einstellung des Kernes in die Nebenkörperspindel, wobei die Kernsubstanz die Spindel ringförmig umfließt; Ausbildung einer Kernspindel und Äquatorialplatte, die Pole der Nebenkörperspindel liegen an den Polen der Kernspindel; »eine sehr zarte, feinstreifige Struktur deutet an, daß die Chromosomen mit den Polkörpern durch Fäden in Verbindung stehen« (47, S. 40); indem sich die Tochterplatten mit ihren Polkörpern bzw. Nebenkörpern voneinander entfernen, geht der Teilungsprozeß seinem Ende entgegen. — Von alledem ist bei den Gameten von *P. pigmentifera* nach dem früher Geschilderten nichts zu sehen: Kern wie Nebenkörper besitzen die Fähigkeit einer selbständigen Teilung, beide teilen sich gleichzeitig und durchaus unabhängig voneinander; kommen denn auch dem Kern sowohl wie dem Nebenkörper eigne Centriolen zu.

---

[1] Daß der Flagellatenzustand SCHAUDINNS möglicherweise überhaupt nicht in den Entwicklungskreis von *Paramoeba eilhardi* gehört, bespreche ich weiter unten.

Demnach ergeben sich tiefgreifende Differenzen in bezug auf Bau und Teilungserscheinungen bei den Schwärmern bzw. Gameten von *P. eilhardi* und *P. pigmentifera*. In Anbetracht dieser nicht unbedeutenden Unterschiede kann ich die Vermutung nicht unterdrücken, es gehörten die Flagellaten SCHAUDINNS überhaupt nicht in den Entwicklungskreis von *P. eilhardi*. Meines Wissens ist DOFLEIN der erste gewesen, welcher in diesem Sinne SCHAUDINNS Abhandlung kritisch beurteilt: »Die Angaben über das Verhalten der Chromatophoren mahnen sehr zur Vorsicht und erregen den Verdacht, daß zwei verschiedene Formen kombiniert wurden« (11, S. 602). Dieser Verdacht erhält eine gewichtige Stütze in dem Umstand, daß bereits in zwei Fällen bei Rhizopoden kommensale Zooxanthellen bekannt geworden sind, welche im freien Zustand *Cryptomonas*-Form annehmen, genau wie bei *P. eilhardi*: ich meine *Cr. brandti* Schaudinn bei *Trichosphaerium sieboldi* (50) und *Cr. schaudinni* Winter bei *Peneroplis* (53). SCHAUDINN selbst ist freilich von dem Zusammenhang der beiden Formen so sehr überzeugt gewesen, daß er den Gattungsnamen »*Paramoeba*« als »durchaus provisorisch« erklärte; »denn ich glaube sicher, daß man bei vergleichendem Studium gewisser Flagellaten den Schwärmerzustand unsres Organismus bei einer schon bekannten Gattung dieser Protozoen wird unterbringen können« (47, S. 33). Ich glaube kaum, daß die vorliegenden Differenzen sich aus verschiedener Lebensweise ableiten ließen. Sollte aber wirklich eine Vermengung vorliegen, wie sind alsdann die Cystenzustände zu deuten? Sind es vielleicht aufgefressene Gruppen von Flagellaten? Auch steht diesem Verdacht die Versicherung SCHAUDINNS, »die Umwandlung der Flagellaten in Amoeben direkt beobachtet« zu haben (47, S. 36), schwerwiegend gegenüber. — Doch kommt allen diesen Vermutungen, die sich auch weiter fortspinnen ließen (z. B. eventuelle Auffassung des Nebenkörpers im Flagellatenzustand als Parabasalapparat), kein positiver Wert zu; nur weitere Nachprüfung des Zeugungskreises von *P. eilhardi* kann ausschlaggebend sein und eine solche erscheint zurzeit dringend wünschenswert. In der nachfolgenden Auseinandersetzung werde ich die Resultate SCHAUDINNS bezüglich des Flagellatenzustandes, trotzdem ich persönlich an ihrer Richtigkeit zweifle, einfach als Tatsachen hinnehmen.

Was die Gattung *Paramoeba* nicht nur vor den nahe verwandten Gattungen, sondern auch vor allen übrigen Rhizopoden besonders auszeichnet, ist bekanntlich der Besitz des eigentümlichen »Nebenkörpers« SCHAUDINNS, eines Gebildes, das nach dem oben Mitgeteilten bei allen drei bis jetzt vorliegenden Arten im wesentlichen übereinstimmenden oder wenigstens in seinen einzelnen Teilen vergleichbaren Bau aufweist. Von selbst bietet sich hier die Aufgabe, die Frage nach der Natur des Nebenkörpers auf Grund unsrer erweiterten Kenntnisse von demselben wieder neu zu untersuchen. Dabei muß der geschichtlichen Darstellung von Bestrebungen in dieser Hinsicht genügend Rechnung getragen werden; hatte doch die Gattung *Paramoeba* seit ihrer Entdeckung durch SCHAUDINN bis in unsre Tage hinein bei Anlaß von theoretischen Spekulationen über die Zusammensetzung der Protistenzelle und über die Genese des Centrosoms stets bedeutende Rolle gespielt.

In seiner Originalmitteilung konnte sich SCHAUDINN für keine bestimmte Auffassung des Nebenkörpers entschließen. Er hatte aber nach drei verschiedenen Richtungen hin den Vergleich mit bereits bekannten Zellorganen durchzuführen versucht. Zunächst lenkte SCHAUDINN seine Aufmerksamkeit den Pyrenoiden von Flagellaten zu, von der Beobachtung ausgehend, daß bei den Schwärmern von *Paramoeba* in der Mitte des Körpers häufig stark lichtbrechende Körnchen sich in dichter Ansammlung vorfinden, welche bei Anwendung von Jodreaktion sich als Stärke erwiesen haben. »Am dichtesten waren sie in der Nähe des Nebenkörpers gedrängt, und wenn nur wenige Amylumkörner vorhanden waren, befanden sie sich stets auf der Oberfläche oder in der nächsten Umgebung des Nebenkörpers. Dieser Umstand legte die Vermutung nahe, daß der letztere ein dem Pyrenoid der Chlamydomonadinen und anderer Flagellaten vergleichbares Gebilde sei. Leider sind aber die Amylumkerne der Flagellaten, besonders ihr Verhalten bei der Teilung, so wenig genau untersucht, daß ein Vergleich aus diesem Grunde vorläufig unmöglich ist. Gegen die Auffassung des Nebenkörpers als Pyrenoid dürfte geltend gemacht werden können, daß dieses Gebilde hier nicht, wie gewöhnlich, in Verbindung mit den Chromatophoren steht und daß bei dieser Auffassung seine Bedeutung im Amoebenzustand vollständig rätselhaft bliebe. Übrigens will ich noch besonders betonen, daß kein Bestandteil des Nebenkörpers selbst, auch nicht seine blasse Hülle, sich bei Jodbehandlung blau färbt; die Stärkekörner liegen stets außerhalb des hellen Hofes, der den Nebenkörper umgibt« (47, S. 39).

Für eine zweite Deutung entnimmt Schaudinn die Begründung aus seinen Beobachtungen über die Kernteilung im Flagellatenzustand. »Die Details der hier nur angedeuteten Kernteilung werden in meiner ausführlichen Abhandlung mitgeteilt werden. Die hier gegebene Schilderung genügt aber doch, wie ich glaube, um auf die große Übereinstimmung in dem Verhalten des Nebenkörpers mit der Bildung der Hermannschen Centralspindel bei den Metazoenzellen hinzuweisen. Ob aber diese Ähnlichkeit genügt, um daraus auf eine Homologie des Nebenkörpers mit den Sphären der Metazoen zu schließen, will ich hier nicht entscheiden. Daß außerdem das Verhalten gegen Farbstoffe übereinstimmt, ist schon erwähnt worden« (47, S. 40).

Schließlich wendet sich Schaudinn einem weiteren Erklärungsweg zu. »Nachdem ich auf die Beziehungen des Nebenkörpers zu den Pyrenoiden und zu den Sphaeren hingewiesen habe, bleibt noch eine dritte Möglichkeit übrig, nämlich eine Homologisierung mit den Nebenkernen der Infusorien. Doch scheint mir dieselbe vorläufig ebenso unwahrscheinlich, wie die Auffassung des Nebenkörpers als Pyrenoid. Zum mindesten müßte man das Verhalten des Nebenkörpers bei einer etwaigen Copulation der Flagellaten kennen, um ihn mit den Nebenkernen der Infusorien vergleichen zu können. Schließlich scheint mir die Idee, daß der Nebenkörper Beziehungen zu allen drei Gebilden (Pyrenoiden, Sphaeren, Nebenkernen) haben könnte, nicht zu absurd, um ausgesprochen zu werden. Ich kann mir vorstellen, daß durch Differenzierung nach verschiedenen Richtungen aus nebenkörperähnlichen Gebilden sowohl Pyrenoide, als Sphären, als Nebenkerne hervorgegangen seien. Doch ist eine Discussion dieser Frage bei unsern geringen Kenntnissen der Protozoenstammesgeschichte vorläufig noch unmöglich« (47, S. 40).

Nochmals ist Schaudinn zu dem gleichen Gegenstand zurückgekehrt und zwar bei Besprechung des Ursprunges des Centrosomas bei Protozoen im Anschluß an seine Beobachtungen über das Centralkorn der Heliozoen. Bekanntlich suchte Schaudinn, im Gegensatz zu Heidenhain, das Centrosoma der Rhizopoden und den Nebenkern (Micronucleus) der Infusorien genetisch unabhängig voneinander auf denselben Ursprung zurückzuführen: auf einen zweiten Zellkern, der sich in der Stammesgeschichte nach verschiedenen Richtungen hin differenziert hatte. *Amoeba binucleata* Gruber mit zwei sowohl in der Struktur wie in der Funktion sich gleich verhaltenden Kernen bildete den Ausgangspunkt. »Eine weitere Etappe in der Entwicklung des einen Kernes zum Teilungsorgan kann die von mir beschriebene *P. eilhardi* darstellen. Während bei dieser Form das von mir als Nebenkörper beschriebene Gebilde im Amoebenzustand noch ganz kernähnlich ist (es hat fast dieselbe Struktur wie der Hauptkern, läst färbbare und nicht färbbare Substanzen erkennen und zeigt noch insofern seine Selbständigkeit, als es sich bei der Enzystierung meist allein teilt) funktioniert es im Flagellatenzustand bereits als Centralspindel. Es streckt sich in die Länge und rückt in den Kern hinein. Die färbbare Substanz sammelt sich hierbei an den Polen der Spindel an. Von diesem Verhalten führt zu den Diatomeen nur ein Schritt. Durch die Untersuchungen LAUTERBORNS wurde festgestellt, daß die Centralspindel eine Abgliederung des neben dem Kern gelegenen Centralkörpers ist. Die erstere rückt in den Kern hinein und funktioniert wie die Centralspindel bei den *Paramoeba*-Flagellaten. Ähnlich verhält sich vielleicht nach ISHIKAWAS Beobachtungen *Noctiluca*. Die typischen Centrosomen wären hiernach phylogenetisch vielleicht als polare Abgliederungen eines der Centralspindel der Diatomeen ähnlichen Gebildes aufzufassen.« »Während wir von dem Nebenkörper der *Paramoeba*-Flagellaten über den Centralkörper der Diatomeen zu den typischen Centrosomen gelangen, kann man den Nebenkörper des Amoebenzustandes als Ausgangspunkt für die Nebenkerne der Infusorien ansehen, wie ich bereits früher angedeutet habe. *Paramoeba* oder ein ähnlicher Organismus wäre also die Stufe, auf der eine Scheidung in Nebenkern und Centrosoma eintrat« (49, S. 128).

Diesem Gedankengang SCHAUDINNS hatte sich LAUTERBORN unter besonderer Berücksichtigung der von ihm studierten Verhältnisse bei Diatomeen angeschlossen. In bezug auf das uns hier interessierende Gebilde gelangt LAUTERBORN zu folgender Schlußfolgerung: »Ich glaube mich berechtigt, den »Nebenkörper« von *Paramoeba* mit Centrosom + Centralspindel der Diatomeen zu homologisieren. Daneben zeigen Centrosom und Centralspindel der Diatomeen aber auch schon so viele Übereinstimmungen mit den entsprechenden Gebilden in den Zellen der Metazoen, daß wir sie wohl einander ebenfalls direkt vergleichen können« (36, S. 133).

In seiner eingehenden Besprechung der Beziehungen, welche zwischen Centrosoma und Kern existieren, streift R. Hertwig auch *P. eilhardi*, deren Organisation er im Schaudinnschen Sinne beurteilt. »*Paramoeba eilhardi* zeigt, wie der eine Kern sein Chromatin fast ganz verloren hat und ein Zellorgan geworden ist, welches die Teilung des chromatinhaltigen Kerns einleitet. Nehmen wir an, daß ein solches Teilungsorgan eine Reduktion seiner Größe erfährt, so erhalten wir ein neben dem Kern liegendes Centrosoma. Diese Entwicklungsweise würde somit einen Dualismus der Zellkerne voraussetzen ähnlich demjenigen, welcher bei Infusorien zur Differenzierung von Haupt- und Nebenkern geführt hat« (26, S. 701). Im übrigen hält R. Hertwig, wie bekannt, diese Lehre von der Herkunft des Centrosoma von einem zweiten Kern nur für die eine von den drei Möglichkeiten in der Genese dieses Zellorganells. — Auch Lang vertritt die durch Schaudinn begründete Auffassung von der centrosomalen Natur des Nebenkörpers (35, S. 87).

Durchaus verfehlt, sowohl in ihrem Grundgedanken wie in dessen Durchführung im Einzelnen sind die Spekulationen Goldschmidts und Popoffs, welche neben andern Protozoen sich auch auf *P. eilhardi* beziehen. Es soll hier der exstremste Fall, der der »dauernden Sonderung der Chromidialsubstanz vom Kern« in Gestalt des Nebenkörpers vorliegen (16, S. 336). Der Nebenkörper von *Paramoeba* sei u. a. der Sphäre von *Noctiluca* und dem spongiösen Centrosom von *Actinosphaerium* gleichzustellen; in allen diesen Fällen handelt es sich um den vom Kern gesonderten trophischen Kernanteil in Form von somatischen Chromidien. Bemerkenswert ist der Gegensatz, in welchen sich die Verfasser zu Schaudinns Auffassung stellen: »Es erscheint ja von vornherein unwahrscheinlich, daß der Nebenkörper von *Paramoeba eilhardi* einem Centrosom zu vergleichen ist. Das Vorkommen von echten Centrosomen scheint bei diesem Rhizopoden ausgeschlossen su sein« (16, S. 337).

In die theoretischen Auseinandersetzungen Hartmanns und Prowazeks über die Homologie von Blepharoplast, Caryosom und Centrosom und über die daraus abgeleitete Doppelkernigkeit der Protozoenzelle paßte es — nach der damaligen Kenntnis von der Zusammensetzung des Nebenkörpers — recht gut, in *P. eilhardi* einen Organismus mit zwei gegensätzlichen Kernen zu besitzen, von denen der eine im Anschluß an Schaudinn als Homologon und Vorläufer des Centrosoma aufgefaßt wurde (25).

Eine eigne Stellung nimmt Chatton ein (5), indem er die Kernnatur des Nebenkörpers bestreitet, wie er es übrigens auch für das Centralkorn der Heliozoen tut, welch letzterer Ansicht ich durchaus beipflichte (vgl. weiter unten). CHATTON erblickt im Nebenkörper nur ein Caryosom oder einen Teil eines solchen[1]. « Chez *Paramoeba* il semble que le nebenkörper corresponde à un caryosome ou tout au moins à une partie du caryosome (l'autre persistant au centre du noyau) qui, sortant du noyau dont la membrane disparaît à chaque division, serait finalement resté en dehors de lui pendant les périodes de repos. Il ne constitue en aucune façon un second noyau complet. Il n'en a pas la structure; sa division n'a jamais les apparences d'une mitose; il est étroitement solidaire du noyau pendant toute la phase gamogonique et il se divise toujours en même temps que lui et à ses côtés pendant la phase schizogonique» (5, S. 318, 319). Bereits HARTMANN hatte auf die Haltlosigkeit des CHATTONschen Standpunktes hingewiesen, meiner Ansicht nach, was *Paramoeba* anbetrifft, durchaus mit Recht; anders denke ich freilich bezüglich des Centralkornes der Heliozoen (5, S. 25).

Von der modifizierten Doppelkernigkeitslehre HARTMANNS ist der Teil, welcher sich u. a. auf das Centralkorn von *Acanthocystis*, auf den Nebenkörper von *Paramoeba* sowie die Sphäre von *Noctiluca* bezieht, unverändert geblieben. In allen drei Gebilden werden im Anschluß an die Doppelkernigkeit der Trypanosomenzelle vom Hauptkern physiologisch differente zweite Kerne erkannt, indem hier die lokomotorisch-generative Komponente einseitig auf Kosten der idiochromatischen spezialisiert erscheinen soll. In bezug auf *Paramoeba* wird berichtet: »Hier teilen sich im Amoebenstadium beide Kerne wie bei Trypanosomen selbständig mitotisch bzw. promitotisch, während im Flagellatenzustand der sogenannte Nebenkörper, d. i. der überwiegend locomotorische Kern, eine Centralspindel bildet, in die der andre Kern hineinrückt, so daß hier wie bei Acanthocystiden die locomotorische Komponente und die idiochromatische einer scheinbar einheitlichen Mitosefigur von zwei getrennten Kernen abstammen. Auch die sogenannte Sphäre von *Noctiluca* sowie die Centrosome der Diatomeen, die Lauterborn beschrieben hat, sind derartige einseitig locomotorisch differenzierte Kerne« (22, S. 24).

---

[1] In funktioneller Hinsicht suchte die gleiche Parallele schon früher MOROFF durchzuführen in einer allerdings wenig klaren Auseinandersetzung. Bei Besprechung von *P. eilhardi* sagt dieser Autor: »Es unterliegt keinem Zweifel, daß dieser Nebenkörper chromatischer Natur sei und funktionell mit einem Caryosom (Nucleolus) zu vergleichen ist. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß im Kern selbst ein caryosomähnliches Gebilde vorhanden ist, welches mit den trophischen Funktionen der Zelle betraut ist, so daß die Annahme, daß der Nebenkörper bei *P. eilhardi* und das Caryosom in dessem Kern sich in ihrer Funktion ergänzen, sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt« (40, S. 200).

Ich gehe jetzt zur Begründung meiner eignen Stellungnahme in der uns hier beschäftigenden Frage über. Während die früheren Autoren sämtlich auf die knappe Darstellung Schaudinns bezüglich der *P. eilhardi* angewiesen waren, befinde ich mich in der günstigeren Lage eigne Beobachtungen an zwei weiteren Species der interessanten Gattung zum Vergleich und als sichere Basis heranziehen zu können.

Lange Zeit hindurch bin ich durchaus im Unklaren geblieben, in welchem Sinne der Nebenkörper, der doch aus differenten Bestandteilen zusammengesetzt erscheint, als Ganzes einem Zellorganell zu vergleichen wäre, ohne neue und unvermittelte Verhältnisse vorauszusetzen. Die Aufgabe wurde keineswegs leichter gemacht durch den Umstand, daß je nach den angewandten Untersuchungsmethoden das Bild des Nebenkörpers, wie im speziellen Teil es dargetan wurde, nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen war, indem bald dieser bald jener seiner Bestandteile besonders deutlich und wohl dem natürlichen Verhalten entsprechend zur Darstellung gebracht werden konnte. Erst ein eingehender Vergleich der auf verschiedenem Wege erreichten Bilder konnte Klarheit — wie ich es jetzt wohl endgültig annehmen darf — über die wahre Natur des viel diskutierten Organells von *Paramoeba* verschaffen.

Zwei Momente sind es, welche in dieser Richtung bestimmend wirken. Erstens der Befund, daß das Mittelstück ein von eigner Membran umgrenztes Bläschen ist, welchem meistens die Gestalt einer biconvexen Linse zukommt, sowie die Tatsache, daß an die beiden Flächen des linsenförmigen Mittelstückes polplattenartige Bildungen sich anschließen. Zweitens das konstante Vorkommen von polar gegenüber dem Mittelstück angebrachten, deutlich umschriebenen und in einem besonderen, granulierten Plasma eingebetteten Körperchen, welche in der Regel an einem jeden Pol in der Einzahl, bei bevorstehender Teilung in der Zweizahl beobachtet werden. Schon die Kombination der genannten Charaktere allein, unter Berücksichtigung außerdem des Umstandes, daß wenigstens bei der einen der von mir untersuchten Formen (*P. chaetognathi*) dem Nebenkörper als Ganzen keine besondere eigne Umgrenzung im Körperplasma zukommt, führt mich dazu, in dem Mittelstück einen stark modifizierten Kern, in den Seitenteilen Schaudinns von Archoplasma umgebene Centrosomen zu erblicken. Die dauernd polare Lage der Centrosomen sowohl, wie die Existenz von polplattenähnlichen Gebilden lassen sich meiner Meinung nach nicht anders erklären, als durch die Annahme, der Nebenkörper wäre die Gesamtheit von Organellen eines sich teilenden Kernes. Und in dieser Deutung werde ich auf das beste unterstützt durch Vergleich mit Kernteilungszuständen bei *Actinosphaerium eichhorni* nach R. Hertwigs eingehender Darstellung, bei *Amoeba binucleata* nach Schaudinn und bei *Actinophrys sol* nach demselben Autor; außerdem werde ich die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Noctiluca* zum Vergleich heranziehen.

Zunächst aber möchte ich die einzelnen Bestandteile des Nebenkörpers von *Paramoeba* näher charakterisieren. Das auf einen Kern zurückführbare Mittelstück besteht aus einer dichten granulösen Masse, welche mit bestimmten Farbstoffen (Delafields Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin) sich außerordentlich intensiv färbt, sicher aber kein Chromatin ist. Ausnahmsweise lassen sich auf besonders günstig ausgefallenen Präparaten Chromosomen in größerer Anzahl als kleine Körnchen im Mittelstück nachweisen. An diesem Teil des Nebenkörpers beobachtete Schaudinn am Leben in manchen Fällen eine »längsstreifige Struktur«, — wahrscheinlich eine Spindelformation. Damit dürfte die Kernnatur des Mittelstückes noch sicherer zum Ausdruck gelangen. — Die Centrosomen sind in dem mir vorliegenden Fall entschieden chromatinhaltig; auch dem Archoplasma kommt staubförmig verteiltes Chromatin zu. Centriolen waren keine nachzuweisen.

Man vergleiche nun die von mir gegebene Beschreibung des Nebenkörpers sowie Abbildungen desselben mit den Angaben bzw. Figuren, welche R. Hertwig von der Kernteilung bei *Actinosphaerium* entwirft (26). Namentlich kommt hier die sogenannte Richtungscaryokinese in Betracht, wie sie auf Taf. V, Fig. 8—12, sich dargestellt findet. Der seine Membran bewahrende Kern ist von annähernd linsenförmiger Gestalt und wird in der Richtung der Spindelachse von starken Polplatten begrenzt. Diese letzteren werden nach R. Hertwig innerhalb des Kernes, als Derivate des Kernnetzes, angelegt. In der Bildungsart der Polplatten dürfte *Paramoeba* sich anders verhalten. In beiden Fällen sind die Polplatten besonders durch Eisenhämatoxylin nachweisbar; R. Hertwig hatte sie freilich auch am Leben beobachtet, was für *Paramoeba* noch nachzuholen wäre. Die intranucleare Spindel R. Hertwigs läßt sich im Mittelstück von *Paramoeba* nicht als Regel nachweisen; wohl aber werden in wenigen günstigen Fällen Chromosomen beobachtet, welche in ihrer Anordnung in großen Zügen an die Verhältnisse im Kern von *Actinosphaerium* erinnern. Die Plasmakegel von *Actinosphaerium* entsprechen den Archoplasmakappen im Nebenkörper von *Paramoeba*; auch hier fehlt die Längsfaserung, Ausdruck der protoplasmatischen Spindel bei *Actinosphaerium*. R. HERTWIG will freilich kein besonderes Archoplasma anerkennen, und Kernnetz sowie Protoplasmanetz in ihren wechselnden Erscheinungsformen genügen nach diesem Autor vollkommen, um die bei der Kernteilung auftretenden Strukturen zu erklären. Diese Fragen können hier im Einzelnen nicht diskutiert werden, soll doch auch der Vergleich mit *Actinosphaerium* nur in großen Linien durchgeführt werden. Immerhin muß ich bemerken, daß das Plasma, welches die »Seitenteile« des Nebenkörpers ausmacht und die Centrosomen umschließt durchaus specifischen, von dem übrigen Körperplasma verschiedenen Charakter trägt, folglich mit Recht im BOVERIschen Sinne mit einem besonderen Namen ausgezeichnet werden darf. Daß dieses Plasma bei *Paramoeba* chromatinhaltig ist, findet keine Parallele in den Plasmakegeln von *Actinosphaerium*. Wohl zeigt sich aber wieder Übereinstimmung in der Zusammensetzung der Centrosomen aus chromatinhaltigen Bestandteilen. Daß die Centrosomen bei den parasitischen Paramoeben sich ausnehmend intensiv mit Boraxcarmin färben würden, entsprach durchaus nicht meinen Erwartungen. Ich könnte gerade so gut R. HERTWIGS Ausdrucksweise auf meinen Fall beziehen: »Diese Färbbarkeit mit Carmin hatte etwas Überraschendes für mich . . .« (26, S. 662). Freilich ist R. HERTWIG imstande gleich weiter hinzuzufügen: »Sie verliert aber an Merkwürdigkeit, wenn man bedenkt, daß es der chromatinhaltige Teil des Kernnetzes ist, welcher das Centrosoma liefert.« In bezug auf den Ursprung des Centrosoma kann ich nichts derartiges berichten; stets habe ich in meinem Fall die Centrosomen sich nur durch Teilung vermehren sehen. Es ist mir auch sehr unwahrscheinlich, daß im Nebenkörper von *Paramoeba* sich jemals Centrosomen de novo bilden sollten. Was die feinere Struktur der Centrosomen anbetrifft, so liegen keine vergleichbaren Verhältnisse vor; zwischen dem spongiösen Centrosoma von *Actinosphaerium* und dem immer scharf umgrenzten, aus mehr oder weniger homogenem Plasma zusammengesetzten entsprechenden Gebilde von *Paramoeba*, das höchstens da und dort eine Vacuole im Innern aufweist, scheint ziemlich weitgehender Unterschied zu bestehen. Zuletzt die Kernteilungsfigur von *Actinosphaerium* als Ganzes genommen: sie ist nach R. HERTWIG von dem Körperplasma gut gesondert und macht in ihren mittleren Phasen sowohl bei der Primär- wie in der Richtungscaryokinese den Eindruck von einem einheitlichen Gebilde, das mit dem Nebenkörper von *Paramoeba*-Arten durchaus vergleichbar ist, worauf ich übrigens noch zurückkomme.

So ergibt sich eine auffallende Übereinstimmung zwischen dem Bau des Nebenkörpers von *Paramoeba* und der Kernteilungsfigur von *Actinosphaerium* zur Zeit etwa der Metaphase.

Auch die Kernteilungszustände, welche *Amoeba binucleata* (46, S. 131, Fig. VIII und IX) sowie *Actinophrys sol* (48, S. 86, Fig. III und IV) beide nach SCHAUDINN darbieten, lassen entschieden Ähnlichkeit mit der allgemeinen Struktur des Nebenkörpers wiedererkennen[1]. Bemerkenswert ist u. a., daß SCHAUDINN in diesen beiden Fällen die Polplatten auf direkte Verdickung der Kernmembran zurückführt, ein Verhalten, das vielfach auch im Nebenkörper von *Paramoeba* vorzuliegen scheint, das aber doch kaum der Wirklichkeit entsprechen dürfte.

Schon vor Jahren hatte BÜTSCHLI auf die Ähnlichkeit der Kernteilungsvorgänge bei *Actinosphaerium* und *Noctiluca* hingewiesen (3, S. 1071), und R. HERTWIG hatte sich gelegentlich in gleichem Sinne ausgesprochen (26, S. 700). Nicht ohne Interesse ist es somit zu konstatieren, daß der Nebenkörper von *Paramoeba*, als ein in Teilung begriffener Kern aufgefaßt, nach beiden Richtungen hin Vergleichsmomente darbietet. Zwar herrscht bekanntlich über den Prozeß der Kernteilung bei *Noctiluca* keine volle Übereinstimmung, und namentlich ist es die Frage der Beteiligung eines Centrosoma an der Caryokinese, worüber die Meinungen der drei Forscher, denen wir diesbezügliche Beobachtungen an *Noctiluca* verdanken, ISHIKAWA, CALKINS und DOFLEIN, durchaus auseinandergehen. Dessenungeachtet kann ich hier die einfache sachliche Feststellung nicht unterdrücken, daß eine frappante Analogie zwischen dem Bau des Nebenkörpers von *Paramoeba* und der Zusammensetzung der Kernteilungsfigur von *Noctiluca* nach ISHIKAWAS Darstellung, speziell bei der Knospungsteilung sowie bei der Sporenbildung sich ergibt. Die weitgehende Analogie versteht sich von selbst, wenn ich namentlich auf ISHIKAWAS Taf. III (29) bezüglich der Knospungsteilung und Taf. XIX, Fig. 5 (31) bezüglich der Kernteilung bei der Sporenbildung verweise. Im besonderen scheinen mir die großen Centrosomen bei *Paramoeba* wie bei *Noctiluca* durchaus vergleichbare Gebilde zu sein, und bei aller Berücksichtigung der Kritik von CALKINS und DOFLEIN kann ich nicht gut annehmen, daß ISHIKAWA bezüglich der Centrosomen wiederholt in Irrtum und Täuschung verfallen sollte. Von der Archoplasmaspindel (Centralspindel) muß man freilich bei diesem Vergleich absehen, doch läßt sich wenigstens die Grundlage einer solchen, die Centrodesmose, in beiden Fällen wohl sicher homologisieren; man vergleiche hierzu meine Fig. 13 mit Ishikawas Taf. III, Fig. 9 und 14 (29). Weiter erscheint es sehr bemerkenswert, daß die sogenannte Sphäre von *Noctiluca* (= Archoplasma Ishikawas) auf gewissen Entwicklungsstadien wenigstens chromatinhaltig ist, worauf besonders Doflein hingewiesen hatte: »In diesem Stadium ist sie am lebenden Tier infolge ihrer dichten Beschaffenheit viel deutlicher sichtbar als der Kern; sie ist von manchen Beobachtern des lebenden Tieres mit dem Kern verwechselt worden. Der Übertritt von Chromatin aus dem Kern macht sie auch im konservierten Zustande so stark färbbar, daß sie — intensiver gefärbt als der Kern— bei oberflächlicher Betrachtung mit schwacher Vergrößerung regelmäßig für den Kern gehalten wird« (9, S. 13, 14).

---

[1] Vgl. hierzu auch *Distaso* (7) Taf. XX, Fig. 28.

Schließlich noch die Frage der Abgrenzung des Nebenkörpers gegenüber dem Körperplasma. Entschieden tritt der Nebenkörper bei allen drei *Paramoeba*-Arten als eine in sich geschlossene Einheit auf. Dies dürfte aber in allen drei Fällen nicht auf der Existenz einer besonderen, den ganzen Nebenkörper umschließenden Membran beruhen. Für *P. chaetognathi* kann ich das Vorhandensein einer solchen direkt ausschließen, hier scheinen mir die Archoplasmakappen, welche die Gesamtgestalt des Nebenkörpers bestimmen, sich nicht anders zu verhalten, als die aus homogenem Plasma bestehenden Protoplasmakegel R. Hertwigs bei *Actinosphaerium*; zum mindesten muß ich aus den gewissenhaften Zeichnungen R. Hertwigs eine deutliche Abgrenzung der Plasmakegel gegenüber der übrigen Masse des Tieres entnehmen und doch kann von einer Membran hier keine Rede sein (vgl. zudem die neueren Abbildungen Borowskys vom *Actinosphaerium*-Kern in Teilung, welche durchaus an *Paramoeba*-Nebenkörper erinnern (1, Taf. XVIII, Fig. 19—23). Was *P. pigmentifera* anbetrifft, so sind ähnliche Verhältnisse sehr wahrscheinlich; sollte es aber doch anders sein, so bleibt noch die Frage zu diskutieren, ob nicht das Körperplasma die mit der Zelle nicht mehr in Fühlung stehende, zum Dauerorgan gewordene Kernteilungsfigur — auf welchen Gegenstand ich noch zurückkommen werde — wie etwas Fremdes kapselartig abschließt. Kurz, in dieser Hinsicht scheinen mir dem hier durchgeführten Vergleich sich keine Hindernisse in den Weg zu stellen.

Wenn ich hiermit die Parallelisierung des Nebenkörpers als Ganzes mit bekannten Strukturen der Protozoenzelle abschließe, so möchte ich die einzelnen Bestandteile des eigentümlichen Organells von *Paramoeba* nochmals vergleichend ins Auge fassen. Zunächst erwähne ich in bezug auf die Centrosomen des Nebenkörpers das durchaus parallel gehende Verhalten des Centralkornes bei Acanthocystiden nach SCHAUDINNS Untersuchungen. Das Centralkorn ist durch seine starke Tinktionsfähigkeit mit verschiedenen Kernfarbstoffen ausgezeichnet (49, S. 113), es teilt sich unter Bildung einer Centrodesmose (49, S. 117, Fig. 5), welche an die schon erwähnte von *Paramoeba* stark erinnert (Taf. VIII, Fig. 13), seine Teilprodukte nehmen schließlich in bezug auf den Kern die bekannte polare Anordnung an. Bei *Acanthocystis*, wie am *Paramoeba*-Nebenkörper teilt sich stets bei der Teilung des Tieres das Centralkorn bzw. das Centrosom mit, darum wird auch kein andrer Modus der Centrosomenbildung beobachtet (im Gegensatz zur Knospung von *Acanthocystis*). — Hier wäre ferner das schwachchromatische Centralkorn von *Wagnerella borealis* nach ZUELZER zu nennen (54).

Was das von mir als echter Kern gedeutete Mittelstück anbetrifft, so liegt es am nächsten dieses mit dem Hauptkern von *Paramoeba* selbst zu vergleichen. Da ergeben sich freilich fast lauter Unterschiede, ein Umstand, der mich bewogen hatte von vornherein von einem »stark modifizierten Kern« zu reden; außerdem liegt entschieden ein gegenüber dem Hauptkern physiologisch differenter Kern vor. Diese physiologische Differenz, um damit anzufangen, gibt sich in erster Linie darin kund, daß der Hauptkern intranucleär seine, wenn auch stark reduzierte und nur während der Teilung nachweisbare locomotorisch-generative Komponente nach HARTMANNS Terminologie führt; er ließe sich einem Centronucleus im Sinne BOVERIS vergleichen. Die dem Mittelstück als einem Kern zukommenden Centrosomen hingegen mitsamt ihrem Archoplasma liegen stets extranucleär, wenigstens in der, meiner Ansicht nach, im Nebenkörper dauernd sich ausdrückenden Teilungsphase. Mit dieser essentiellen Differenz dürfte sodann u. a. das Fehlen der Polplattenbildung in der Mitose des Hauptkernes zusammenhängen, eine Beziehung, welcher, soweit ich die einschlägige Literatur übersehe, genereller Charakter zuzukommen scheint. Dem Grund der physiologischen Verschiedenheit der beiden Kerne nachzuspüren wäre entschieden verfrüht und fruchtlos. — Was ich mit dem schon mehrfach für das Mittelstück angewandten Ausdruck »stark modifizierter Kern« meine, bezieht sich zunächst auf die bedeutende Größenreduktion gegenüber dem Hauptkern und zweitens auf eigentümliche Umbildung des Kerninhaltes zu einer granulierten Masse, welche durch besonders intensive Färbung namentlich mit

Delafields Hämatoxylin sich auszeichnet, aber kein Chromatin ist. Ich bin mir bewußt, daß namentlich die erstgenannte Modifikation des Kernes — welche übrigens bei *P. eilhardi* nicht so weitgehend zu sein scheint, wie bei den parasitischen Arten — eine nähere Begründung erforderlich machen würde. Doch bietet aber die Gattung *Paramoeba* in ihrem Nebenkörper des Aberranten und Unvermittelten genug, und so muß auch der Versuch, den Bau des Nebenkörpers aus bekannten Elementen abzuleiten, notgedrungen mit Vorgängen rechnen, die wir eben nicht überall antreffen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Nebenkörper von *Paramoeba* als ein im Teilungszustand zur Dauerform gewordener, in der Teilung gewissermaßen erstarrter zweiter Kern aufzufassen ist. Ein sonst vorübergehender, auf den Kern sowie das Archoplasma mit Centrosomen sich beziehender Zustand ist hier gleichsam zum Dauerorgan der Zelle geworden. Dieses macht nun annähernd in dem gleichen Rhythmus mit dem Hauptkern, aber durchaus unabhängig von demselben, die einzelnen Teilungsschritte der Zelle durch; dabei wird der Teilungsprozeß am zweiten Kern sozusagen zu Ende geführt. Der Teilungsprozeß greift aber sofort weiter über den Ruhezustand hinaus, bis in der Metaphase etwa Stillstand erreicht wird. Aus der Umkehrung des Verhältnisses zwischen Teilungs- und Ruhezustand ist die Natur des Nebenkörpers als zweiten Kernes von *Paramoeba* zu begreifen. Es leuchtet ein, daß ein Kern wohl nur in seinem Ruhezustand den Zellfunktionen eigentlich dienlich sein kann. Somit wäre der Nebenkörper als ein aus dem Betrieb der Zelle ausgeschalteter zweiter Kern zu betrachten. Vielleicht ist als einziges Überbleibsel seiner einstigen normalen Vitalität eben seine Teilungsfähigkeit zu bezeichnen, welche, trotz der enormen Inkongruenz der einzelnen Teilungsphasen, im Endresultat doch kongruent mit derjenigen des Hauptkernes sich abspielt, wodurch es erreicht wird, daß jeder Tochterzelle stets je ein Kern und je ein Nebenkörper zukommen.

Das Gesagte deutet unzweifelhaft auf degenerativen Charakter des die Grundlage des Nebenkörpers abgebenden zweiten Kernes hin. Mit dieser Auffassung läßt sich die früher betonte starke Modifikation des Kernes, sowohl was seinen Inhalt als auch was seine Größe anbetrifft, gut in Einklang bringen. Selbstverständlich werden wohl auch das Archoplasma und Centrosomen durch den Degenerationszustand nicht unbeeinflußt bleiben; vielleicht wäre hier die — abgesehen von ihrer Teilung — durchaus anscheinend passive Rolle der Centrosomen zu nennen. Ja der einheitliche, in sich abgeschlossene Charakter des ganzen Nebenkörpers, wie sich das am deutlichsten im Erstreben der kleinsten Berührungsfläche zwischen Plasma und Nebenkörper kundgibt, dürfte eben mit der degenerativen Ausschaltung seiner sämtlichen Bestandteile von dem aktiven Zellenleben in Zusammenhang zu bringen sein: die mächtigen Centrosomen sind niemals imstande eine Strahlung im Plasma zu erzeugen, wie eine solche bei *Acanthocystis* z. B. offenbar so leicht zu beobachten ist. Möglicherweise freilich wäre in letztgenannter Hinsicht, was die Aktivität der Centrosomen anbetrifft, eine Reserve speziell aus Rücksicht auf das Verhalten des Nebenkörpers bei der Teilung der Schwärmer von *P. eilhardi* nach SCHAUDINNS Darstellung hier anzubringen, worauf ich noch zurückkommen werde.

Als Degenerationszeichen könnte ferner die Erscheinung verwertet werden, daß um den Nebenkörper von *P. pigmentifera* stets das charakteristische Pigment sich ablagert, dessen Natur als wertloses Excretionsprodukt zum mindesten sehr wahrscheinlich ist. — Für das Zusammenfallen von Pigmentbildung und Degeneration sind auch bei Protozoen zahlreiche Beispiele anzuführen; ich erinnere nur u. a. an Pigmentbildung aus Chromidien bei der Degeneration von *Actinosphaerium eichhorni* nach R. HERTWIG. Im vorliegenden Fall sind freilich die Beziehungen komplizierterer Natur, insofern als *Paramoeba* selbst, als Organismus, nicht entfernt im Degenerationszustande sich befindet; nur ein Organell der Zelle ist eben in Entartung begriffen.

Für den von SCHAUDINN ausdrücklich provisorisch geschaffenen und allzu indifferenten Namen »Nebenkörper« schlage ich auf Grund meiner Untersuchungen vor, den Ausdruck Nucleus secundus zu gebrauchen. Zwar bildet der zweite Kern im strengen Sinne nur einen Teil des »Nebenkörpers« aus; doch sind ja die Archoplasmakappen in überaus feste Verbindung mit dem eigentlichen Kern getreten und Sinn hat die gesamte Einrichtung nur insofern, als sie auf die Teilung eines Kernes sich bezieht, alles Gründe, die wohl für die Einbürgerung des neuen Namens sprechen dürften. Unbestimmt bleibt der Name immer noch, und das muß er auch sein; es ist aber doch bereits das Wesentliche dieses eigentümlichen Organells im neuen Namen hervorgehoben, gegenüber dem »Nebenkörper«, unter welchen Begriff man alles Mögliche subsumieren kann. Außerdem entspricht der Name der schon längst eingewurzelten, wenn auch im einzelnen nicht richtigen Auffassung, welche von SCHAUDINN selbst begründet worden war. — Im Speziellen ist sodann der eunucleäre Teil (= Mittelstück SCHAU-

DINNS) von dem archoplasmatischen bzw. perinucleären Teil mit Centrosomen (= Seitenteile SCHAUDINNS) zu unterscheiden.

Bevor ich die allgemeinen Betrachtungen über die eigentümlichen Kernverhältnisse von *Paramoeba* abschließe, möchte ich selbst die oben vertretene Auffassung von der Zusammensetzung des Nebenkörpers bzw. Nucleus secundus kritisch beleuchten, indem auch eine andre Deutungsmöglichkeit hier zum Worte kommen mag. Die Auseinandersetzung wird sich freilich nur in engen Grenzen bewegen, denn an der Natur des Nebenkörpers als zweiter Kern ist schlechthin nicht zu zweifeln. Hingegen könnte die Ansicht ausgesprochen werden, der gesamte Nebenkörper sei auf einen Kern, das Mittelstück auf einen Binnenkörper (Caryosom) desselben zurückzuführen; die Centrosomen lägen als dann intranuclär und auf diese Weise würde sowohl, was Konstitution wie auch was die Größe des zweiten Kernes anbetrifft, weitgehende Übereinstimmung mit dem Hauptkern vorliegen. Es wäre in diesem Fall eine gewisse Analogie zu den Vorgängen im Kern von Amoeben des *Limax*-Typus zu konstatieren, ganz besondere Übereinstimmung ließe sich aber mit dem von GOLDSCHMIDT auf Taf. VII, Fig. 34 (17), für *Mastigella vitrea* abgebildeten Stadium am Beginn der vegetativen Teilung erblicken. Dieser anscheinend sehr plausiblen und namentlich bei Betrachtung von DELAFIELDS Hämatoxylinpräparaten sich zunächst bietenden Deutung stehen schwerwiegende Gründe gegenüber. Erstens, das Vorhandensein einer eignen Membran am Mittelstück und Differenzierung von polplattenartigen Gebilden, Eigenschaften, welche einem Binnenkörper bzw. Caryosom nicht zukommen. Zweitens, die Existenz von, allerdings nur selten nachweisbaren, Chromosomen im Mittelstück. Drittens, die Übereinstimmung, welche mit der Zusammensetzung des Nucleus secundus im Gametenzustand sich ergibt: die Centriolen sind hier extranucleär[1]. — Es ließe sich hier vielleicht dennoch an sogenannte Kerne mit kernähnlichem Binnenkörper (DOFLEIN) denken, wie ein solcher z. B. in SCHAUDINNS *Amoeba crystalligera* vorliegt; SCHAUDINNS Nucleolus würde dem Mittelstück entsprechen, das Fehlen einer echten Kernmembran sowie die periphere Chromatinschicht wären mit respektiven Eigenschaften am Nebenkörper zu parallelisieren; namentlich die Fig. II*b* SCHAUDINNS (45,

---

[1] Ich verweise außerdem auf den hohen Grad von Selbständigkeit, den die Centrosomen während der Teilung des Nebenkörpers unter Umständen bekunden (vgl. Textfig. 4, S. 480); dieselben als intranucleäre Gebilde aufzufassen, würde mir schwer fallen.

S. 1032) käme beim Vergleich in Betracht. Ich muß gestehen, daß trotz einer gewissen nicht zu leugnenden Ähnlichkeit die früher geschilderten Beziehungen zu *Actinosphaerium*, *Am. binucleata* und *Noctiluca* mir natürlicher und bindender erscheinen; die Übereinstimmung mit den zuletzt genannten Fällen spricht sich mehr in wesentlichen Punkten der Organisation aus. Dem Einwand, durch die von mir gegebene Erklärung werde den beiden Kernen von *Paramoeba* je ein eigner Teilungsmodus zugeschrieben, während übereinstimmendes Verhalten in dieser Hinsicht doch das wahrscheinlichere wäre, kann ich erstens durch den Hinweis begegnen, daß auch bei der zuletzt als möglich gestreiften Deutungsweise die Verschiedenheit in der Art der Teilung der beiden Kerne bestehen bleibt, und daß zweitens dem Hauptkern selbst im Amoeben- bzw. Gametenzustand verschiedene Konstitution und abweichender Teilungsverlauf zukommen. — Alle die hier angeführten Gründe bestimmen mich an der von mir oben vertretenen Auffassung festzuhalten.

Bemerken möchte ich noch, daß auch im Fall, wenn die hier verworfene Auschauung richtig sein sollte, die Grundlage meiner Erklärung betreffend die Natur des Nebenkörpers dennoch richtig bleibt: in diesem Zellorgan bleibt immer ein Kernteilungszustand verkörpert.

Die oben zitierte Deutung CHATTONS von der caryosomalen Natur des Nebenkörpers läßt sich mit den tatsächlichen Verhältnissen in keiner Weise vereinbaren. Namentlich die Meinung CHATTONS bezüglich des Nebenkörpers: »Il ne constitue en aucune façon un second noyau complet. Il n'en a pas la structure . . .« (5, S. 318), steht mit meinen Resultaten im Widerspruch.

Es sei mir zum Schluß gestattet von dem neugewonnenen Standpunkt aus auf die bekannte Verwertung der Kernverhältnisse von *P. eilhardi* für theoretische Spekulationen über die Genese des Centrosoms einen Rückblick zu tun. Ich kann mich allerdings kurz fassen, hatten doch meine Untersuchungen in klarer Weise ergeben, daß der »Nebenkörper« bereits einem Kern + Centrosoma entspricht, zum mindesten ist hier auf jeden Fall — allgemein gesprochen — die locomotorisch-generative Komponente neben dem Kern (oder wenn man will im Kern) bereits vorhanden. Der Hauptkern ist seinerseits mit einem, wenn auch stark reduzierten Centralorgan versehen, und demgemäß teilen sich die beiden Kerne bei *P. pigmentifera* sowohl im Amoeben- wie im Gametenzustand durchaus unabhängig voneinander[1]. Der Anfang einer Centrosomendifferenzierung kann folglich bei *Paramoeba* nicht gesucht werden: die Differenzierung ist schon in vollem Maße da.

Es bietet sich aber die Frage: wie sind meine Resultate mit den Befunden Schaudinns bezüglich der Rolle, welche der Nebenkörper bei der Teilung der Schwärmer von *P. eilhardi* spielt, in Einklang zu bringen? Abgesehen von dem von mancher Seite nicht ohne Begründung gehegten Verdacht, Schaudinn hätte zwei verschiedene Formen zu einem Cyclus kombiniert und es lägen andre, durchaus nicht vergleichbare Verhältnisse vor, will ich auf einige Tatsachen hinweisen, welche recht gut zur Erklärung des in der Flagellatengeneration durch Schaudinn festgestellten Sachverhalts verwendet werden können. Zunächst ist es die Beteiligung des Blepharoplasten an dem Teilungsprozeß des Hauptkernes bei einer Trypanosomenspecies nach Franca und Athias. Leider ist mir die Originalarbeit dieser Forscher nicht zugänglich und bin ich an eine kurze Darstellung der diesbezüglichen Vorgänge durch Hartmann angewiesen. Nach der Schilderung, daß »beim Hauptkern die trophische Komponente stärker ausgebildet ist im Gegensatz zu der locomotorischen, beim Kinetonucleus umgekehrt« (22, S. 21), sagt dieser Autor weiter: »Das kann soweit gehen, daß letzterer z. B. bei *Trypanosoma rotatorium* nach Franca und Athias die Rolle der locomotorischen Komponente für den Hauptkern übernimmt, indem er als Centrosom die Pole der Hauptkernspindel einnimmt.« Über ähnliche Vorgänge berichtet Rosenbusch in gewissen Fällen bei *Haemoproteus*- und *Trypanosoma lewisi*-Kulturen, »in denen während der Spindelbildung des Caryosoms die Blepharoplastkerne auseinandergehen und sich in der Nähe der Pole des Hauptkernes lagern« (44, S. 290). Ferner wäre hier die höchst interessante Erscheinung anzuführen, daß in der Befruchtung nach Boveri das Centrosom des Spermakernes die Teilung des Eikernes auch in dem Fall dirigiert, wenn der Spermakern selbst gelähmt wird. Wir haben hier also ein Übergreifen der Wirkung des Centrosomas auf einen fremden Kern, was ja auch sonst bei gewissen pathologischen Zuständen in der Zelle vorkommt. Die geschilderten Vorgänge rechtfertigen vielleicht die Vermutung, daß bei den Schwärmern von *P. eilhardi* der zweite Kern mit seinem Centrosom dirigierend auf den

---

[1] Der Nachweis der Centralorgane am Hauptkern sowohl wie am Nebenkörper mag übrigens u. a. als Beleg dazu dienen, daß Gläser (15) in seiner Kritik der Centriolenfrage bei Protozoen nicht immer das Richtige getroffen hatte.

Hauptkern übergreifen kann; im Einzelnen ist dieser Schaudinnsche Kernteilungsmodus viel zu wenig bekannt, als daß er eingehender diskutiert werden könnte.

Damit dürfte der weitverbreiteten Homologisierung des Centrosomas mit dem Nebenkörper von *Paramoeba* endgültig der Boden entzogen werden. Als irrtümlich betrachte ich ferner die Homologie des Centralkornes der Heliozoen mit dem *Paramoeba*-Nebenkörper, an welcher Homologie Hartmann bis zuletzt festhält (22). Das Centralkorn von *Acanthocystis* kann nur mit den Centrosomen des Nebenkörpers homologisiert werden, nicht mit dem Nebenkörper als Ganzes; folglich ist *Acanthocystis* einkernig. In dieser Hinsicht schließe ich mich vollkommen der Meinung Chattons an, welcher die Doppelkernigkeit von *Acanthocystis* leugnet (5, S. 319). Das Gleiche gilt entschieden für das Centralkorn von *Wagnerella borealis*, wie es namentlich der Verlauf von Knospungsteilungen nach M. Zuelzer zeigt. Meiner Ansicht nach geht Hartmann viel zu weit, wenn er, um die Kernnatur des Centralkornes aufrecht zu erhalten, in der willkürlichen Annahme, die trophisch-generative Komponente sei hier vollkommen rückgebildet (22, S. 23), Begründung sucht. R. Hertwig, der über einen ähnlichen Fall bei *Actinosphaerium* zu urteilen gehabt hatte, ist zu folgender Schlußfolgerung gelangt: »Man könnte ja die Bildung des Centrosoma bei der Richtungscaryokinese dieses Rhizopoden als eine Kernknospung deuten und sie so dem von Bütschli, Schaudinn und Lauterborn aufgestellten Schema unterordnen. Indessen wäre das ein Spiel mit Worten. Keinesfalls entsteht zurzeit ein echter Kern, der alle Funktionen eines Zellkernes zu leisten vermöchte« (26, S. 705). — Wenn man *Acanthocystis* zwei differente Kerne zuschreiben will, so muß man bei *Paramoeba* deren drei anerkennen.

Die Gattung *Paramoeba* ist somit nicht geeignet über die Genese des Centrosoms Aufschluß zu erteilen. Wir stehen hier keineswegs den erwarteten primitiven Verhältnissen gegenüber; der Kernbestand von *Paramoeba* bildet einen besonders specialisierten, anscheinend ganz isoliert bleibenden und kaum als Stammform verwertbaren Fall, an dessen Zustandekommen Degenerationsprozesse entschieden wohl mitgespielt haben.

Wie etwa der eigentümliche *Paramoeba*-Zustand mag erreicht gewesen sein — ob im Anschluß an *Am. binucleata* Gruber, wie Schaudinn es selbst vermutet hatte, ob in einiger Parallele zu der merkwürdigen Bildung von überzähligen Kernen bei *Entamoeba blattae*, welche nach Grassis und meinen Beobachtungen aus dem Plasma ausgestoßen werden und eine Zeitlang anscheinend selbständig existieren, ob schließlich etwa durch Vorgänge veranlaßt, welche den weitgehenden Umwälzungen im Kernbestand von *Actinosphaerium* nach R. Hertwigs Untersuchungen im normalen wie im pathologischen Zustand sich zur Seite stellen ließen — darüber ein Urteil abzugeben, liegen heute noch viel zu wenig tatsächliche Grundlagen vor.

Basel, im April 1912.

Literaturverzeichnis.

1. Wl. M. Borowsky, Untersuchungen über Actinosphaerium eichhorni. Arch. f. Protist. Bd. XIX. 1910.
2. Th. Boveri, Zellen-Studien IV. Über die Natur der Centrosomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXV. 1901.
3. O. Bütschli, Protozoa. 2. Abt. Mastigophora. Bronns Klassen und Ordn. des Tierreichs. 1889.
4. G. N. Calkins, Mitosis in Noctiluca miliaris usw. Journ. of Morph. Vol. XV. 1899.
5. E. Chatton, Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amoebiens. Arch. Zool. exp. et gén. 5. Sér. T. V. 1910.
6. C. F. Craig, A new intestinal parasite of man: Paramoeba hominis. Amer. Journ. Med. Sc. Vol. CXXXII. 1906. (Diese Arbeit war mir nicht zugänglich.)
7. A. Distaso, Sui processi vegetativi e sull' incistidamento di Actinophrys sol. Arch. f. Protist. Bd. XII. 1908.
8. C. Cl. Dobell, Physiological degeneration and death in Entamoeba ranarum. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLIII. Part 4. 1909.
9. F. Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XIV. 1901.
10. — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amoebenstudien. Arch. f. Protist. Suppl. I. 1907.
11. — Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. 1911.
12. Rh. Erdmann, Kern und metachromatische Körper bei Sarcosporidien. Arch. f. Protist. Bd. XX. 1910.
13. E. Fauré-Fremiet, Mitochondries et liposomes. C. R. Soc. Biol. T. LXVIII. 1910. p. 537.
14. C. Franca et M. Athias, Recherches sur les Tryponosomes des Amphibiens. II. Arch. Inst. Bact. Camara Pestana. T. I. 1907.
15. H. Gläser, Untersuchungen über die Teilung einiger Amoeben. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
16. R. Goldschmidt und M. Popoff, Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protist. Bd. VIII. 1907.

17. R. Goldschmidt, Lebensgeschichte der Mastigamoeben usw. Arch. f. Protist. Suppl. I. 1907.

18. G. B. Grassi, Intorno ad alcuni protisti endoparasitici etc. Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Vol. XXIV. 1881—82.

19. — I Chetognati. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1883.

20. A. Guilliermond, A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. Arch. f. Protist. Bd. XIX. 1910.

21. M. Hartmann, Über die Kernteilung von Amoeba hyalina Dang. Mem. Inst. Osw. Cruz. T. II. Fasc. 2. 1910.

22. — Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. 1911.

23. M. Hartmann und C. Chagas, Flagellaten-Studien. Memorias Inst. Osw. Cruz. T. II. Fasc. 1. 1910.

24. M. Hartmann und K. Nägler, Copulation bei Amoeba diploidea. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1908.

25. M. Hartmann und S. v. Prowazek, Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protist. Bd. X. 1907.

26. R. Hertwig, Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Bayr. Akad. Wiss. Bd. XIX. 1899.

27. — Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protist. Bd. I. 1902.

28. — Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschrift für E. Haeckel. 1904.

29. C. Ishikawa, Über die Kernteilung bei Noctiluca miliaris. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. VIII. 1894.

30. — Studies of Reproductive Elements. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. VI. 1894.

31. — Further Observations on the Nuclear Division of Noctiluca. Ibid. Vol. XII. 1898—1900.

32. C. Janicki, Über Kern und Kernteilung bei Entamoeba blattae Bütschli. Biol. Centralbl. Bd. XXIX. 1909.

33. — Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. Ibid. Bd. XXXI. 1911.

34. — Untersuchungen an parasitischen Arten der Gattung Paramoeba Schaudinn. Verh. Naturf. Ges. Basel. Bd. XXIII. 1912.

35. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie. 2. Aufl., 2. Liefg. Protozoa. 1901.

36. R. Lauterborn, Diskussion zu Schaudinns Vortrag: Über das Centralkorn der Heliozoen usw. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896. S. 131—135.

37. — Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 1896.

38. L. Mercier, Contribution à l'étude de l'amibe de la blatte. Arch. f. Protist. Bd. XX. 1910.

39. A. Meyer, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Zeitung. 1904.

40. Th. Moroff, Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten usw. Arch. f. Protist. Bd. XI. 1908.

41. K. Nägler, Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amoeben. Arch. f. Protist. Bd. XV. 1909.

41a. E. Nirenstein, Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. V. 1905.

42. H. Prandtl, Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protist. Bd. VIII. 1907.

43. S. von Prowazek, Einführung in die Physiologie der Einzelligen. 1910.

44. F. Rosenbusch, Trypanosomen-Studien. Arch. f. Protist. Bd. XV. 1909.

45. F. Schaudinn, Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera Gruber. Sitzber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1894.

46. — Die Teilung von Amoeba binucleata Gruber. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1895.

47. — Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp. Sitzber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1896.

48. — Über die Copulation von Actinophrys sol. Ibid.

49. — Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1896.

50. — Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi Schn. Abh. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1899.

51. E. Vahlkampf, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax usw. Arch. f. Protist. Bd. V. 1905.

52. T. v. Wasielewski und L. Hirschfeld, Untersuchungen über Kulturamoeben. Abh. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl. 1910.

53. F. W. Winter, Zur Kenntnis der Thalamophoren. Arch. f. Protist. Bd. X. 1907.

54. M. Zuelzer, Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis Mereschk. Arch. f. Protist. Bd. XVIV. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Fig. 1 *a*, 1 *b*. *P. pigmentifera*, nach dem Leben. Vergr. etwa 1300.

Fig. 2. *P. chaetognathi*, nach dem Leben. Vergr. etwa 1300.

Fig. 3 *a*, *b*, *c*. *P. pigmentifera*. *b*, Vorbereitung zur Teilung; *c*, Stabform. Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1800.

Fig. 4. *P. pigmentifera*. Im Plasma eine aufgefressene männliche Keimzelle von *Sagitta*. Pikrinessigsäure, Boraxcarmin. Vergr. 1800.

Fig. 5. *P. chaetognathi*. Conglomeratenbildung im Plasma. Hermannsche Lösung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 6. *P. chaetognathi*. Kleinere Form mit dichtem Plasma in stark gestrecktem Zustand. Schaudinnsche Lösung, Eisenhämatoxylin, Eosin. Vergr. 2700.

Fig. 7. *P. chaetognathi*. Kleinere Form mit extremer Entwicklung der »metachromatischen Körperchen«. Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 8. Nebenkörper von *P. pigmentifera*. HERMANNsche Lösung (1 Stunde). Vergr. 2700.

Fig. 9. Nebenkörper von *P. pigmentifera*. SCHAUDINNsche Lösung, Eisenhämatoxylin, Eosin. Vergr. 2700.

Fig. 10 *a*, *b*. Nebenkörper von *P. chaetognathi*. Schwach schematisiert. HERMANNsche Lösung, Eisenhämatoxylin. Vergr. etwa 3500.

Tafel VII.

Fig. 11 *a*, *b*. Nebenkörper von *P. chaetognathi*. SCHAUDINNsche Lösung, Eisenhämatoxylin, Eosin. Vergr. 2700.

Fig. 12. Nebenkörper von *P. pigmentifera*, mit starker Centrosomenvermehrung. Mittelstück undeutlich. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 13. Nebenkörper von *P. pigmentifera*. Centrodesmose. Pikrinessigsäure, Boraxkarmin. Vergr. 2700.

Fig. 14 *a*. Nebenkörper von *P. pigmentifera*. Centrodesmose. SCHAUDINNsche Lösung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 14 *b*. *P. pigmentifera*. Centrodesmose im Nebenkörper. Zerfall des Binnenkörpers im Hauptkern. SCHAUDINNsche Lösung. Eisenhämatoxylin, Eosin. Vergr. 2700.

Fig. 15. *P. pigmentifera*. Prophase der Kernteilung. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 1800.

Fig. 16 u. 17. *P. pigmentifera*. Metaphasen der Kernteilung. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Fig. 16 Vergr. 2000, Fig. 17, Vergr. 1800.

Fig. 18*a*, *b*, *c*. *P. chaetognathi*. Metaphasen der Kernteilung. *a*, *b*, SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin; *c*, SCHAUDINNsche Lösung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 3650.

Fig. 19. *P. pigmentifera*. Anaphase der Kernteilung. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Tafel VIII.

Fig. 20 *a*, *b*. *P. chaetognathi*. Anaphasen der Kernteilung. *b*, Pikrinessigsäure, Boraxcarmin; *a*, SCHAUDINNsche Lösung, Alauncarmin. Fig. *a*, Vergr. 3650, *b*, Vergr. 2700.

Fig. 21. *P. chaetognathi*. Fortgeschrittene Anaphase der Kernteilung. SCHAUDINNsche Lösung, Eisenhämatoxylin, Eosin. Vergr. 3650.

Fig. 22. Das gleiche. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 23. *P. pigmentifera*. Telophase der Kernteilung. Pikrinessigsäure, Boraxcarmin. Vergr. 1800.

Fig. 24. Das gleiche. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 1800.

Fig. 25. *P. chaetognathi*. Telophase der Kernteilung. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 26. *P. pigmentifera*. Telophase. SCHAUDINNsche Lösung. DELAFIELDS Hämatoxylin. Vergr. 1800.

Fig. 27. *P. pigmentifera.* Abschluß der Kernrekonstruktion. Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 1800.

Fig. 28 *a—h.* Gameten von *P. pigmentifera. a, c, d, f, g, h,* Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin; *e,* mit Eosin; *b,* Pikrinessigsäure, Boraxcarmin. (Die Geißel nur selten färbbar.) Vergr. 3650.

Tafel IX.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *P. pigmentifera.*

Fig. 29 *a—d.* Gameten mit verschiedener Ausbildung von Spindeln bzw. Centriolen. Fig. *a,* Vergr. 4300, die übrigen 3650.

Fig. 30 *a—i.* Teilung von Gameten. Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 3650.

Fig. 31 *a, b.* Bildung von Reduktionskernen. Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 3650.

Fig. 32. Copulation von Gameten (?). Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 3650.

Fig. 33. *P. pigmentifera.* Zerfall des Binnenkörpers im Kern. (Als Vorstufe der Gametenbildung?) Schaudinnsche Lösung, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2700.

Fig. 34. Fragment einer dichten Anhäufung von Gameten. Geißel nicht gefärbt. Schaudinnsche Lösung, Delafields Hämatoxylin. Vergr. 2700.

Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten.

III. Die Embryonalentwicklung von Isotoma cinerea Nic.

Von

Jur. Philiptschenko
(St. Petersburg).

Mit Tafel X—XIV.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einführung 519
I. Historischer Überblick der Literatur über Apterygotenembryologie . 520
II. Die erwachsene Form. Material und Untersuchungsmethoden . . 526
III. Erste Entwicklungsperiode. — Furchung, Bildung des Blastoderms und der Dotterzellen, Auftreten der Genitalanlage 528
IV. Zweite Entwicklungsperiode. — Bildung des unteren Blattes, des Dorsalorgans und der embryonalen Hüllen 536
V. Dritte Entwicklungsperiode. — Anlage und Differenzierung des Keimstreifens, Umrollung des Embryos 550
VI. Vierte Entwicklungsperiode. — Entwicklung der Körpergestalt und Organogenese 575
VII. Allgemeiner Teil 617
1. Über die frühzeitige Sonderung der Genitalanlage bei Insekten . 617
2. Die Bedeutung der Dotterzellen bei Arthropoden 624
3. Die Keimblätter der Insekten 630
4. Über das Dorsalorgan und die Embryonalhüllen der Insekten . . 638
5. Apterygoten und Diplopoden 646

Im Sommer 1904, während meines Aufenthaltes auf der biologischen Süßwasserstation der Kais. Naturforscher-Gesellschaft zu St. Petersburg in Bologoje (Gouv. Novgorod), hatte ich Gelegenheit ein reiches Material über die Entwicklung eines Vertreters der Collembolen — *Isotoma cinerea* Nic. — zu sammeln.

Verschiedene Ursachen hatten mich lange Zeit daran verhindert mit der Bearbeitung dieses Materials zu beginnen, trotz des bedeutenden Interesses, welches die Embryologie der Apterygota auch heute noch bietet. Erst im Jahre 1910 fand ich die nötige Zeit für diese Untersuchungen, deren Ergebnisse in nachstehender Arbeit niedergelegt sind. Einen großen Teil meiner Untersuchungen habe ich in dem Laboratorium des Zootomischen Instituts der St. Petersburger Universität im Herbstsemester des Jahres 1910 und im Frühlingssemester des Jahres 1911 ausgeführt, während ich dieselben im Münchener Zoologischen Institut im Sommer und Winter des Jahres 1911 zu Ende geführt habe. Ich benütze die Gelegenheit, den Leitern dieser beiden Institute, den Herren Professoren W. Schewiakoff und R. Hertwig auch hier meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für das entgegenkommende Verhalten und das Interesse an meiner Arbeit, welches sie während meiner an den genannten Instituten angestellten Untersuchungen stets an den Tag gelegt haben.

I. Historischer Überblick der Literatur über die Embryologie der Apterygoten.

Wenn auch viele, die Embryonalentwicklung der niederen Insekten betreffenden Fragen noch zu wenig gründlich untersucht worden sind, besitzen wir doch viele Arbeiten über die Embryologie der Apterygoten.

Was die Collembolen betrifft, so finden sich die ersten Angaben über ihre Entwicklung in der einstmals als klassisch geltenden Monographie von Nicolet, welche schon im Jahre 1842 erschien. Dieser Autor beschreibt das Äußere der Eier, den Bau des Eies im Ovar und nach der Ablage, gewisse Erscheinungen während der Entwicklung des Eies, sowie den Bau der bereits ausgebildeten Embryonen, alles durch eine Tafel von Abbildungen verdeutlicht. Die Angaben von Nicolet entbehren heute jeglicher Bedeutung, allein für uns ist es von besonderem Interesse, daß seine Beobachtungen hauptsächlich an Eiern und Embryonen derselben Art, *Isotoma cinerea*, ausgeführt wurden, welche auch von uns in dieser Hinsicht untersucht worden ist: die Abbildungen 3—15 seiner ersten Tafel beziehen sich gerade auf diese Form. 1871 beschrieb Packard die Entwicklung einer amerikanischen Art der gleichen Gattung, welche er *Isotoma walkerii* benannte. Es gelang ihm, die Bildung des Keimstreifens, dessen Segmentation, sowie die weitere Differenzierung des Embryos zu studieren; ebenso konnte er das Fehlen von zelligen Embryonalhüllen, sowie die paarige Anlage der Springgabel (Furca) konstatieren. In der Entwicklung von *Isotoma* erblickt Packard eine gewisse Analogie mit der Entwicklung der Phryganiden.

Fast gleichzeitig mit der Arbeit Packards erschien die vorläufige

Mitteilung und darauf auch die ausführliche Arbeit von ULJANIN »Beobachtungen über die Entwicklung der Poduriden« (1875). Dieser Autor untersuchte vier Arten: zwei Arten der Gattung *Entomobrya* (*»Degeeria«*), *Neanura muscorum* (*»Achorutes tuberculatus«*) und eine Art der Gattung *Orychiurus*, wahrscheinlich *O. ambulans* (*»Anurophorus fimetarius«*). Durch ULJANIN wurde zuerst die eigenartige totale Furchung der Collemboleneier beschrieben, ferner die Bildung zweier Embryonalhüllen unter dem Chorion, die Anlage des Dorsalorgans, die Differenzierung der Keimblätter, endlich die Entwicklung des Keimstreifens und der Extremitäten, darunter auch diejenige der ihnen homodynamen Springgabel und des Tubus ventralis. In der Entwicklung der Poduriden erblickt ULJANIN am meisten Übereinstimmung mit derjenigen der niederen Crustaceen und Myriapoden, was unter anderm auch in der Entwicklung des Mitteldarmes zutage tritt. Überhaupt muß hervorgehoben werden, daß diese Arbeit durch außerordentliche Gründlichkeit und durch Genauigkeit der Beobachtungen ausgezeichnet ist, so daß die Angaben von ULJANIN auch heute noch in Betracht zu ziehen sind.

Die im Jahre 1879 erschienene Arbeit von BARROIS ist mir unbekannt geblieben. Vier Jahre darauf veröffentlichte LEMOINE (1883) seine Untersuchungen über die Entwicklung von *Anurophorus laricis* und *Sminthurus fuscus*. Das größte Interesse bietet hierin die ausführliche Beschreibung der Veränderungen in der äußeren Gestalt des Embryos von Tag zu Tag, welche von zahlreichen Abbildungen begleitet ist. Diese Beobachtungen unterscheiden sich in vielen Hinsichten von den Angaben von ULJANIN: bei *Sminthurus* ist die Furchung eine totale (aber inäquale), bei *Anurophorus* dagegen verläuft die Bildung des Blastoderms nach dem bei den Insekten üblichen Typus und die totale Furchung erfolgt sekundär; dem Amnion und der Serosa der höheren Insekten entspricht die ebenfalls zellige membrane amniotique; der Tubus ventralis entsteht unabhängig von den Extremitäten.

Im Jahre 1886 erschien ein kurzer Aufsatz von RYDER über die Entwicklung von *Anurida maritima*, welche späterhin von CLAYPOLE und FOLSOM ausführlicher untersucht wurde. Die Entwicklung der gleichen Form behandelt WHEELER auf wenigen Seiten seiner umfangreichen Arbeit "Contribution to insect embryology" (1893). Dieser Autor beschäftigt sich übrigens nur mit dem Bau des Dorsalorgans bei den Embryonen von *Anurida*, wobei er dieses Organ mit dem eigenartigen Indusium bei *Xiphidium* homologisiert und auf das Vorhandensein eines Paares von rudimentären Anhängen des Intercalarsegmentes bei den genannten Embryonen hinweist.

Ebenso unvollständig sind auch die Angaben über die Entwicklung der Collembola in der vorläufigen Mitteilung von Heymons über die embryonale Entwicklung von *Lepisma* (1896b). Dieser Autor bestätigt auf Grund seiner Beobachtungen an *Orchesella rufescens* die Abwesenheit zelliger Embryonalhüllen und das Vorhandensein eines Dorsalorgans bei den Collembolen und gibt an, daß die Furchung bei *Tetrodontophora gigas* eine superfizielle ist.

Im Jahre 1897 erschienen zwei vorläufige Mitteilungen von Uzel, denen im Jahre 1898 die umfangreiche Arbeit dieses Autors über die Entwicklung der Apterygoten folgte, in der zwar die Entwicklung von *Campodea* am eingehendsten behandelt ist, allein auch von den Collembolen *Achorutes armatus* und zwei Arten der Gattung *Tomocerus* (»*Macrotoma*«) — insbesondere *T. vulgaris* — untersucht werden. Uzel beschreibt die Eifurchung und die Differenzierung der Keimblätter (im allgemeinen übereinstimmend mit Uljanin), die Anlage des Dorsalorgans und des Keimstreifens, dessen allmähliche Differenzierung in die einzelnen Segmente, wie auch die Embryonalhüllen und die Veränderungen in der allgemeinen Lage des Embryos.

Im Jahre 1898 erschien auch die Arbeit von Miss Claypole, welche die Oogenese und Entwicklung von *Anurida maritima* behandelt, einer an den Ufern des Atlantischen Ozeans überaus zahlreich vorkommenden kleinen Collembole. Miss Claypole wandte schon die Schnittmethode an, so daß die Ergebnisse dieser Untersuchungen von besonderem Interesse sind und wir häufig auf dieselben zurückkommen werden müssen. Es genügt hier darauf hinzuweisen, daß von Miß Claypole hauptsächlich die ersten Stadien der Entwicklung ausführlich untersucht wurden, und zwar die Furchung, die Bildung der Keimblätter, die Anlage des Dorsalorgans (»procephalic organ«) und der blastodermalen Hüllen; die Bildung der äußeren Gestalt des Embryos wird in dieser Arbeit nur in ganz allgemeinen Zügen beschrieben und aus der Organogenese ist nur die Entwicklung der Genitalorgane genauer untersucht worden. — Gleichsam eine Ergänzung dieser Untersuchungen bildet die etwas später erschienene Arbeit von Folsom über die Entwicklung der Mundwerkzeuge derselben Art, *A. maritima* (1900), wobei dieser Autor sowohl die Schnittmethode wie auch die Präparation der Embryonen mit Nadeln anwandte. In der Entwicklung des Embryos unterscheidet er acht Stadien, auf Grund deren er denn auch die Entwicklung eines jeden Paares von Mundgliedmaßen, der Kopflappen, der Antennen und der übrigen Teile des Kopfes beschreibt. Dies alles wird von FOLSOM bis in die feinsten Details hinein untersucht und von einer Menge Abbildungen und zahlreichen Literaturhinweisen begleitet, welche sich hauptsächlich auf die Insekten, aber auch auf andre Arthropoden beziehen. FOLSOM bestätigt die vor ihm schon von HANSEN (1893) ausgesprochene Auffassung, wonach die lateralen Teile des Hypopharynx (die Superlinguae) gleich den ersten Mundwerkzeugen differenzierte Extremitäten darstellen und ihr eignes Neuromer besitzen, so daß der Kopf der Insekten einen Protozonit mehr enthält, als für gewöhnlich angenommen wird. Gegen eine solche Auffassung hat sich HEYMONS in seinem Referat der Arbeit von FOLSOM ausgesprochen[1]. Dank der Arbeiten von Miss CLAYPOLE und FOLSOM kann *Anurida* als das von allen Collembolen in embryologischer Hinsicht am besten untersuchte Objekt gelten.

Im Jahre 1900 veröffentlichte PROWAZEK seine Beobachtungen über die Entwicklung der Eier einer *Isotoma*-Art, welche er nach LUBBOCK (wahrscheinlich unrichtig) als *I. grisea* bestimmt hatte. Wie in der Beschreibung des anatomischen Baues dieser Form, so auch in den Angaben über deren Entwicklung fällt die ungenügende Bearbeitung des untersuchten Materials in die Augen, wobei die Entwicklung augenscheinlich nur intra vitam studiert wurde. In Anbetracht dieser Umstände bietet diese Arbeit sehr wenig Neues für die uns beschäftigende Frage und bleibt in dieser Hinsicht hinter vielen andern Arbeiten zurück.

Kürzlich erschien eine vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Mundwerkzeuge bei *Tomocerus plumbeus* von HOFFMANN (1911), welcher schon vorher drei überaus ausführliche Arbeiten über den anatomischen Bau des Kopfes dieser selben Form veröffentlicht hatte (1904, 1905, 1908). Für uns sind seine Angaben von ganz besonderem Interesse, da *Tomocerus* unsrer *Isotoma* viel näher steht als *Anurida*, indem beide Formen ein und derselben Familie der Entomobryidae angehören. Es muß hier bemerkt werden, daß HOFFMANN die Entstehung der lateralen Teile des Hypopharynx (Paraglossae nach der Terminologie dieses Autors) im allgemeinen mit FOLSOM übereinstimmend beschreibt und es nicht für ausgeschlossen hält, daß dieselben als kieferartige Bildungen angesehen werden könnten, indem sie auf einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium in Gestalt zweier Hügelchen zwischen den Mandibeln angelegt werden. — Schließlich erschien zu

---

[1] Zoolog. Centralblatt, 8. 1900.

Beginn dieses Jahres meine vorläufige Mitteilung über die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit (1912).

Alle Angaben über die Entwicklung der andern Gruppe von niederen Insekten, der sogenannten Thysanuren[1], verdanken wir den Arbeiten von Uzel und Heymons.

Es liegt allerdings noch eine kleine Mitteilung von Grassi über die Entwicklung von *Japyx* vor, welche in seiner Monographie von *Japyx* und *Campodea* (1886) zu finden ist, allein dieselbe enthält nur eine kurze Beschreibung einiger Embryonen, welche sich dazu noch auf einem ziemlich späten Stadium der Entwicklung befanden.

Wir haben bereits oben die vorläufige Mitteilung zu der Arbeit von Heymons über die Embryologie von *Lepisma* erwähnt, welche im Jahre 1897 erschienen ist (1897a). Dank dieser inhaltsreichen Arbeit ist die Embryologie von *Lepisma* ausführlicher bekannt geworden, als diejenige irgendeines andern Vertreters der Apterygota; wir werden auch späterhin noch oft auf dieselbe zurückkommen müssen. Zwischen den Collembola und *Lepisma* besteht in vielen Hinsichten ein sehr schroffer Unterschied: die Furchung ist bei letzterem eine superfizielle, die Keimscheibe ist sehr klein und versinkt sehr bald in den Dotter, wobei sich der von ihr mitgezogene Teil der das Ei umhüllenden Serosa in das Amnion verwandelt. Durch das Vorhandensein dieser zelligen embryonalen Hüllen unterscheidet sich *Lepisma* demnach sehr scharf von den Collembolen und *Campodea*. Die Differenzierung des Keimstreifens und des Mesoderms, wie auch die Organogenese verlaufen bei *Lepisma* ziemlich übereinstimmend mit der der Orthoptera genuina. Der Mitteldarm dagegen entwickelt sich hier nach Heymons nicht durch Hervorwachsen aus dem Stomo- und Proctodäum, wie dies nach seinen Beobachtungen bei den Dermaptera und Orthoptera der Fall ist, sondern aus Dotterzellen, d. h. er ist entodermalen Ursprungs. Auf diese Frage kommt Heymons nochmals in einer Spezialarbeit zurück, welche den Darm der niederen Insekten zum Gegenstande hat (1897b) und er gelangt dabei auf Grund seiner Untersuchungen über die Verhältnisse bei jungen Larven von *Lepisma* und *Campodea* zu dem Schlusse, daß deren Mitteldarm im Gegensatz zu allen Pterygota aus Dotterzellen hervorgeht, wobei an der Bildung des Mitteldarmepithels bei *Campodea* alle Dotterzellen teilnehmen, während bei *Lepisma* ein Teil derselben degeneriert und zerfällt. — In Anbetracht der Wichtigkeit dieser Frage wollen wir später etwas ausführlicher auf die Angaben von HEYMONS eingehen.

---

[1] Schon mehrfach ist auf das Unnatürliche dieser Ordnung hingewiesen worden, in welcher sowohl ectognathe, als auch entognathe Formen enthalten sind. Ich persönlich würde es für viel zweckmäßiger halten, dieselbe, wie dies von Börner (1904) geschehen ist, in zwei Ordnungen einzuteilen, die Diplura (Fam. Projapygidae, Campodeidae und Japygidae) und die Thysanura (Fam. Machilidae und Lepismatidae).

UZEL (1898) untersuchte hauptsächlich die Entwicklung von *Campodea*, während alle seine Angaben über die Entwicklung von *Lepisma saccharina* im Vergleich mit der Arbeit von HEYMONS nichts Neues bieten. Die Entwicklung von *Campodea staphylinus* erinnert in manchen Beziehungen an diejenige der Collembola, während sie sich in andrer Hinsicht von ihr unterscheidet. Die Eifurchung ist hier, wie auch bei *Lepisma*, eine typisch superficielle, wobei alle Furchungszellen bei der Bildung des Blastoderms an die Oberfläche des Eies treten. Die Bildung der Keimblätter, welche UZEL eingehend bespricht, erfolgt an dem vegetativen Eipole; der lange Keimstreifen wird an der Ventralseite angelegt; seine Segmentierung und die Bildung der Extremitäten erfolgt auf die gewöhnliche Weise, wobei, wie dies bei den Collembola der Fall ist, auch bei *Campodea* Anhänge an dem Intercalarsegment sowie ein Dorsalorgan vorhanden sind. Mit der Organogenese beschäftigt sich UZEL nicht, beschreibt aber ausführlich die Entwicklung der abdominalen Extremitäten und der Mundwerkzeuge; letztere verläuft in vielen Hinsichten übereinstimmend mit der Entwicklung der Mundwerkzeuge bei den Collembola.

Wir haben nunmehr nur noch eine kurze vorläufige Mitteilung des Ehepaares HEYMONS über die Entwicklung von *Machilis alternata* (1905) zu erwähnen, in der die Embryonalhüllen dieser Form, sowie besondere Lateralorgane beschrieben werden, welche ebenfalls nur bei Embryonen an dem ersten Abdominalsegment zur Bildung gelangen. Das größte Interesse bieten die Embryonalhüllen von *Machilis*, welche aus zwei Teilen bestehen, der Proserosa und dem Proamnion, wobei sie der Serosa und dem Amnion der *Pterygota* völlig homolog erscheinen, mit denen sie durch die Embryonalhüllen von *Lepisma* verknüpft sind. Anderseits gestatten diese Hüllen bei *Machilis* auch das Dorsalorgan der Collembola (wie auch dem anderer Arthropoda, welche ein solches besitzen) mit den Hüllen der Pterygota in Zusammenhang zu bringen; mit einem Worte, wir besitzen eine ununterbrochene phylogenetische Reihe von diesem Organ bis zum echten Amnion und zur echten Serosa der Pterygota über die Hüllen von *Machilis* und *Lepisma*.

Wir werden noch später auf diese Betrachtungen zurückkommen müssen, wenn von dem Dorsalorgan bei den Embryonen von *Isotoma* die Rede sein wird.

II. Die erwachsene Form. — Material und Untersuchungsmethoden.

Als Objekt für meine Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Collembolen diente *Isotoma cinerea* Nic., eine Art, welche Börner (1906) als Typus der kürzlich von ihm aufgestellten Untergattung *Vertagopus* wählte; diese Untergattung ist durch den Besitz von Härchen mit keulenförmigen Auftreibungen (Keulenhaaren, geknöpften »Spürhaaren«) an den Enden der Tibiotarsen ausgezeichnet. Die Gattung *Isotoma* (*Desoria* der älteren Autoren) gehört zu der Unterfamilie der Entomobryidae, welche gewissermaßen die Mitte zwischen den niederen Collembolen, den Poduridae (zu denen unter andern auch *Anurida* gehört) und den höher spezialisierten Sminthuridae einnimmt.

Isotoma cinerea ist eine kleine Form (1—$1^1/_2$ mm) von gräulicher Färbung mit stärkeren Ansammlungen von blauem Pigment auf der Dorsalseite, welche in Europa ziemlich weit verbreitet ist und zu denjenigen Collembolen gehört, die am häufigsten unter der Rinde von Bäumen angetroffen werden.

Es ist hier nicht der Ort auf eine Beschreibung des äußeren und inneren Baues dieser Art näher einzugehen; eine ungefähre Vorstellung desselben kann man sich nach der Fig. 37 machen, welche eine junge, soeben aus dem Ei geschlüpfte *Isotoma* darstellt.

Auf dem Kopfe befinden sich die viergliederigen Antennen (*ant*), je acht Ommatidien jederseits auf einem dunklen Fleck (*oc*) und ein kleines, gewöhnlich kaum bemerkbares, ovales Postantennalorgan. Das Abdomen besteht aus den einander fast gleichen vier ersten Segmenten und zwei kleinen hinteren Segmenten (Genital- und Analsegment). Auf dem ersten Abdominalsegment befindet sich der Ventraltubus (*tv*), auf dem dritten das kleine Retinaculum, auf dem vierten die Furca (*frc*). Von inneren Organen tritt das aus zwei Kopf-, drei Brust- und einem langen Bauchganglion bestehende Nervensystem deutlich hervor. Es muß bemerkt werden, daß eine so scharf ausgesprochene Absonderung dieses letzteren bei den erwachsenen Entomobryidae nicht beobachtet wird: gewöhnlich ist dasselbe mit dem dritten Thoracalganglion inniger zu einer gemeinsamen Masse verschmolzen. Unter den erwachsenen Formen findet sich ein ebenso selbständiges Abdominalganglion nur bei den mehr primitiven *Anurophorus* nach Willem (1900) und *Folsomia fimetaria* nach meinen Beobachtungen. Auf der Fig. 37

ist auch der aus drei Abschnitten, wie bei allen Collembolen, bestehende Darm gut zu sehen; die Mundwerkzeuge und die Kopfdrüsen sind auf derartigen Totalpräparaten gewöhnlich nicht sichtbar. Ebenso ist das sich in Gestalt eines dünnen Rohres über dem Darm hinziehende Herz auf unsrer Figur nicht abgebildet: seine vordere und hintere Grenze entsprechen annähernd den Grenzen des Mitteldarmes.

Das erwachsene Weibchen unterscheidet sich von dem in unsrer Figur wiedergegebenen jungen Exemplare nur durch die stark entwickelten paarigen Ovarien, welche im Hinterleibe unter dem Darme liegen und sogar in die Brust hereinragen. Der gemeinsame Genitalkanal mündet an der Ventralseite des fünften Segmentes.

Das Material über die Entwicklung von *Isotoma cinerea* habe ich im Sommer 1904 in Bologoje, Gouv. Novgorod, gesammelt. Am 24. Juni fand ich an den Wurzeln einiger Fichten unter Moos eine große Menge von Weibchen dieser Art, während dieselben Eier ablegten. Letztere waren so zahlreich, daß ich mich während der 3 Wochen, welche ihre Entwicklung dauerte, Tag für Tag an diese Stelle begeben und die zum Fixieren notwendige Anzahl Eier mit Stückchen Moos und Humus nach Hause bringen konnte. Die jungen Tiere schlüpften am 13. und 14. Juli aus den am 24. Juni abgelegten Eiern aus, d. h. die gesamte Embryonalentwicklung verlief innerhalb 20 Tagen. Die aus den Eiern ausgeschlüpften Jungen lebten bei mir etwa 4 Wochen, allein während dieser Zeit veränderte sich ihre Größe nur sehr wenig. Wahrscheinlich erreichen sie die Größe des erwachsenen Tieres erst im Sommer des nächsten Jahres. Überhaupt scheint sowohl für *Isotoma cinerea* wie auch für viele andre Collembolen, wie ich schon an andrer Stelle bemerkt habe (1905b), eine einjährige Generation charakteristisch zu sein.

Leider hatte ich mich darauf beschränkt, das von mir gesammelte Material zu fixieren, ohne dasselbe seinerzeit intra vitam zu untersuchen, was natürlich einige Resultate ergeben hätte, welche man an konserviertem Material nicht mehr erhalten konnte. Als fixierende Flüssigkeit wurde hauptsächlich eine heiße Lösung von Jod in Jodkalium verwendet (Jodjodkalium), welche bei der Fixierung erwachsener Collembolen überhaupt gute Resultate ergab und sich auch bei der Behandlung von Embryonen als günstig erwies.

Die größte Schwierigkeit in der weiteren Behandlung des gesammelten Materials bestand sowohl bei der Anfertigung von Totalpräparaten, wie auch bei der Einbettung in Paraffin, in der Notwendigkeit die für Reagentien undurchlässigen Hüllen des Embryos zu entfernen oder zu zerreißen. In Anbetracht der äußerst geringen Größe der Eier war es zu schwierig und zu umständlich diese Arbeit mit der Nadel auszuführen; nach einer Anzahl mißlungener Versuche lernte ich es endlich die Hüllen zum Platzen zu bringen, ohne den Embryo zu verletzen, indem ich vorsichtig mit der Nadel auf das Deckgläschen drückte, unter welches ein oder mehrere Eier in einem Tropfen Alkohol gebracht wurden. Auf späteren Stadien, nachdem das Chorion schon durchgerissen war, gelang diese Operation viel leichter, während das erste Stadium, mit besonders festem Chorion und einer größeren Menge von Dotter, beträchtliche Vorsichtsmaßregeln erforderte: das Deckgläschen mußte mit Wachsfüßchen versehen, das Drücken unter dem Mikroskop vorgenommen werden und dergl. m. Da ich genügend Material zu meiner Verfügung hatte, so war es für mich von keinerlei Bedeutung, wenn einige Eier bei der Behandlung zugrunde gingen. Die Embryonen wurdem am häufigsten in toto mit Boraxcarmin und nachfolgender Entsäuerung durch Alkohol mit Pikrinsäure gefärbt, wobei häufig die Schnitte noch auf dem Objektträger mit Pikrinsäure + Wasserblau nach **Blochmann** nachgefärbt wurden.

Das Einschmelzen erfolgte über Cedernöl in Paraffin; das Orientieren der gefärbten Embryonen im Paraffin vor dem Schneiden machte keine Schwierigkeiten, indem dieselben in dessen oberflächlicher Schicht unter dem Mikroskop sehr gut zu sehen waren.

Die Schnitte der ersten Stadien wurden in einer Dicke von 5 μ geschnitten, während für die mittleren und späteren Stadien sich noch dünnere Schnitte von 3 μ als günstiger erwiesen. In Anbetracht der geringen Größe der zu untersuchenden Objekte ließen sich solche Schnitte ohne jede Schwierigkeit herstellen.

III. Erste Entwicklungsperiode. — Furchung, Bildung des Blastoderms und der Dotterzellen, Auftreten der Genitalanlage.

(Tafel X.)

Die Eier unsrer *Isotoma* besitzen eine kugelförmige Gestalt und sind durch ihre sehr geringen Dimensionen ausgezeichnet: der Durchmesser eines jeden Eies beträgt ungefähr 0,15 mm. Jedes Ei ist von einem völlig strukturlosen Chorion umgeben; eine Dotterhaut (Membrana vitellina) ist hier nicht vorhanden, was während der Furchung besonders deutlich zutage tritt. Betrachtet man ein frisch abgelegtes Ei, bei welchem die Furchung noch nicht begonnen hat, in einem Tropfen Alkohol (Fig. 1), so fällt es auf, daß zwischen ihm und dem Chorion (*ch*) ein ziemlich großer Zwischenraum vorhanden ist, welcher wahrscheinlich bei dem Fixieren entstanden ist; außerdem liegt das Ei meistens etwas excentrisch in bezug auf das dasselbe umgebende Chorion (vgl. z. B. Fig. 2), während in seinem Mittelpunkte eine centrale Protoplasmaanhäufung (die sogenannte Plasmainsel — *pi*) in Gestalt eines dunklen Fleckens hindurchschimmert.

Auf Schnitten durch dieses Stadium (Fig. 6) bemerken wir, daß die Hauptmasse des Bildungsdotters in der Mitte in Gestalt einer solchen runden oder ovalen mit einem Kern versehenen Plasmainsel (*pi*) angehäuft liegt, auf besonders gut getroffenen Schnitten auch mit sternförmig von derselben ausstrahlenden Ausläufern, welche in das zarte protoplasmatische, den Dotter durchziehende Netzwerk übergehen. Auf nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten (und gerade nach einem solchen ist unsre Fig. 6 angefertigt) ist dieses Netzwerk meistens nicht zu sehen. Eine Oberflächenschicht des Protoplasmas (das sogenannte Keimhautblastem), wie sie bei vielen Insekten vorhanden und nach UZEL z. B. bei *Campodea* gut entwickelt ist, fehlt hier fast vollständig. Der den größten Teil des Eies einnehmende Nahrungsdotter besteht nur aus runden Dotterkugeln (*dk*), indem die vor dem Fixieren in demselben enthaltenen Fetttropfen sich in dem Alkohol aufgelöst haben. Diese Dotterkügelchen werden von sauren Anilinfarben intensiv gefärbt, was für ihre albuminoide Natur spricht, aber sie werden auch von basischen Färbemitteln, wie auch von Eisenhämatoxylin u. a. gefärbt. — Ihre Größe ist, wie dies aus der Zeichnung hervorgeht, eine verschiedene, wobei diese Dotterkügelchen in der Umgebung der centralen Plasmaanhäufung das Aussehen sehr kleiner Körnchen haben und bedeutend kleiner sind, als diejenigen, welche von der Plasmainsel weiter entfernt liegen, was auf eine assimilierende Tätigkeit dieser letzteren hindeutet. Diese Erscheinung war schon bei den Eiern von Insekten [FRIEDERICHS (1906)] und Spinnen [SCHIMKEWITSCH (1911)] beschrieben worden. Auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten (Fig. 6) kann man deutlich sehen, daß ebenso kleine Dotterkügelchen, wie sie in der Umgebung der centralen Anhäufung zu bemerken sind, auch in den alleroberflächlichsten Plasmaschichten vorkommen. Dieser Umstand weist darauf hin, daß auch an der Peripherie des Eies eine unbedeutende Oberflächenschicht des Plasmas vorhanden ist, welche indessen so schwach ausgesprochen ist, daß sie sonst fast unbemerkbar bleibt.

Erscheinungen der Eireife habe ich an dem mir zur Verfügung stehenden Materiale nicht beobachtet; ebenso habe ich auch keine Bilder angetroffen, welche auf die Befruchtung des Eies, die Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Kernes u. dergl. m. Bezug hatten. Ich wage es aus diesem Grunde nicht mich darüber auszusprechen, ob der von mir beschriebene Bau des Eies das Bild darstellt, welches das Ei vor der Reifung oder aber nach derselben bietet.

Die Furchung der Eier ist, wie auch bei den übrigen Collembolen, eine totale und, wenigstens auf den ersten Stadien, eine äquale (vgl. Fig. 2—5). Auf die erste Teilung des Eies bezügliche Bilder habe ich ziemlich häufig angetroffen; eines derselben ist in der Fig. 7 wiedergegeben. Diese Teilung geht, wie auch alle nachfolgenden, auf karyokinetischem Wege vor sich; die Chromosomen waren übrigens, dank der für cytologische Zwecke nicht ganz geeigneten Konservierung meines Materiales, auf Schnitten meistens nicht zu sehen. Das Ergebnis der ersten Teilung ist ein Zerfall der centralen Plasmaanhäufung in zwei Zellen, welche in einer gewissen Entfernung von einander im Dotter liegen (Fig. 8); die Anordnung des letzteren ist hier die gleiche, wie in dem einzelligen Stadium, d. h. kleine Körnchen des Dotters umgeben eine jede dieser Furchungszellen (*fz*) und liegen außerdem an der Peripherie des ganzen Eies zerstreut. Der Dotter hat um diese Zeit noch keine Furchung erlitten, allein sobald eine jede dieser Zellen eine neue Teilung eingeht, tritt in dem Dotter eine Furche auf, welche denselben in zwei Hälften abteilt.

Die äußere Gestaltung des vierzelligen Stadiums ist auf der Fig. 2 wiedergegeben: sowohl der Dotter, wie auch das Protoplasma sind durch zwei Furchen (welche als meridionale Furchen angesehen werden können) in vier gleiche Teile abgegrenzt; ein jeder derselben bildet eine Zelle, welche nach demselben Typus gebaut ist, wie das Ei vor der ersten Furchung, d. h. in ihrem Innern schimmert eine centrale Plasmamasse (*pa*) mit einem Kern durch (doch wäre es natürlich nicht richtig, sie hier als Furchungszelle zu bezeichnen), und sie ist von Dotter umgeben. Bei dem Übergang in das achtzellige Stadium wird eine jede dieser Blastomeren in gleicher Weise durch eine äquatoriale Furche in eine obere und eine untere Hälfte geteilt, und wir erhalten zwei Reihen von Zellen, zu je vier in einer Reihe (Fig. 3). Ein Schnitt durch dieses Stadium ist in Fig. 9 abgebildet, wobei auf demselben vier Zellen (der oberen und der unteren Hälfte des Eies) zu sehen sind, welche durch scharfe Grenzen voneinander getrennt sind; eine jede derselben weist in ihrem Mittelpunkt eine Plasmaanhäufung mit Kern (*pa*) auf, während ihr übriger Teil mit Dotterkügelchen angefüllt ist (*dk*). Zwischen diesen vier Zellen befindet sich ein kleiner freier Zwischenraum, die Furchungshöhle (*fh*), deren Auftreten wohl kaum der Wirkung von Reagentien zugeschrieben werden kann, wie Uljanin dies vermutet hatte.

Bis zu diesem Zeitpunkt war die Furchung des Eies auffallend regelmäßig verlaufen, allein von Beginn des 16zelligen Stadiums an geht diese Regelmäßigkeit verloren, wovon man sich auch ohne Hilfe von Schnitten, schon durch das äußere Aussehen des Eies (Fig. 4) überzeugen kann. Auf Schnitten durch dieses Stadium (Fig. 10) können wir uns davon überzeugen, daß hier außer den peripheren Zellen auch schon innere Zellen vorhanden sind, welche allseitig von den an die Oberfläche des Eies tretenden Zellen umgeben werden. Augenscheinlich ist bei dem Übergang in das 16zellige Stadium die Teilungsrichtung einiger Zellen des 8zelligen Stadiums eine solche, daß ein Teil der dabei entstehenden Blastomeren in das Innere des Eies versinkt, indem er die früher vorhandene Furchungshöhle ausfüllt, so daß schließlich eine kompakte Morula entsteht. Meistens kann man auf durch den Mittelpunkt des Eies geführten Schnitten dasjenige Bild erblicken, welches in Fig. 10 dargestellt ist, d. h. sieben periphere und eine innere Zelle. Hier sind demnach (wie auch auf dem nächsten Stadium) die wirklichen Querschnitte identisch mit den optischen, was aus der Vergleichung der Fig. 10 mit der Fig. 4 mit völliger Deutlichkeit hervorgeht. Die Schnitte durch das 32zellige Stadium (Fig. 11) unterscheiden sich von denen des 16zelligen Stadiums ausschließlich durch die größere Anzahl von Zellen: gewöhnlich sieht man deren auf solchen centralen Schnitten acht bis neun an der Peripherie und drei bis vier im Innern. Der Charakter einer jeden Zelle bleibt der gleiche: eine centrale Plasmaanhäufung mit Kern und der dieselbe in Gestalt von Kügelchen umgebende Dotter.

Späterhin wird das Zählen der Zellen sogar auf Schnitten sehr schwierig: so kann man z. B. für das auf das 32zellige folgende Stadium, dessen äußere Gestalt in Fig. 5 wiedergegeben ist, nur annäherungsweise angeben, daß dasselbe aus einer 64 nahestehenden Zahl von Zellen besteht. Seiner äußeren Gestalt nach unterscheidet sich dieses Stadium in keiner Weise von den vorhergehenden Stadien, allein auf Schnitten stoßen wir auf neue Erscheinungen. Die Zellen, aus denen das Ei besteht, sind durch deutliche Grenzen voneinander getrennt und enthalten, wie auch früher, Dotter und eine plasmatische Anhäufung, allein letztere liegt nicht mehr in der Mitte der Dottermasse, sondern ist stets bei den peripheren Zellen nach dem äußeren Rande, bei den inneren Zellen nach einem beliebigen Rande verlagert (Fig. 12). Diese plasmatischen Anhäufungen besaßen auch auf den vorhergehenden

Stadien mehr oder weniger unregelmäßige Ränder, aber hier sind an ihnen noch viel deutlicher sternförmige Ausläufer zu beobachten, welche einer derartigen Anhäufung ein amoebenartiges Aussehen verleihen. Augenscheinlich erreicht auf diesem Stadium die auf den Dotter übergegangene totale Furchung ihr Ende und geht in eine superficielle Furchung über; zu diesem Zwecke muß eine jede der Plasmaanhäufungen sich notwendigerweise von dem sie allseitig umgebenden Dotter befreien und nachdem sie aus demselben herausgetreten ist, sich in eine vom Dotter unabhängige Furchungszelle verwandeln. Dies wird nun offenbar dadurch erreicht, daß solche plasmatische Anhäufungen bei den peripheren Zellen aktiv an die Oberfläche des Eies hervortreten, bei den inneren dagegen an einem Rande, um späterhin ihren Dotterbezirk ganz zu verlassen.

In der Tat kann bei dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 13) schon nicht mehr von Plasmaanhäufungen mit einem Kern im Innern dotterreicher Zellen die Rede sein, sondern vielmehr von selbständigen Furchungszellen (*fz*), welche zum Teil an der Peripherie des Eies angeordnet sind, zum Teil aber noch im Dotter liegen, und welche von jenen Dotterbezirken (*db*) unabhängig sind, mit denen sie auf früheren Stadien, in ihrem Mittelpunkte liegend, ein gemeinsames Ganzes bildeten. Nunmehr liegen jene im Innern des Eies befindlichen Furchungszellen meistens zwischen den Bezirken, in welche der Dotter eingeteilt ist. Wie man aus der gleichen Abbildung erkennen kann, dauert die Teilung der Furchungszellen auch auf diesem Stadium noch an (*tf*), allein sie erfolgt nunmehr ganz unabhängig von dem Dotter.

Die Oberfläche des Eies ist jetzt bereits an einigen Stellen mit Blastoderm bedeckt, an andern Stellen aber enthält sie noch keine Zellen: die Ausfüllung solcher Zwischenräume erfolgt augenscheinlich durch Hervorkriechen neuer Furchungszellen aus dem Dotter an die Oberfläche des Eies. Da die Furchung bei *Isotoma cinerea* anfangs eine totale ist, und die Plasmaanhäufungen der peripheren Zellen zuerst die Oberfläche des Eies erreichen (auf dem Stadium von 64 und sogar von 32 Blastomeren), so kann die Entstehung des Blastoderms nicht an irgendeinen bestimmten Punkt der Eioberfläche gebunden sein, sondern sie beginnt sozusagen fleckenweise an der gesamten Oberfläche, worauf die freien Zwischenräume zwischen diesen ersten Vorläufern des Blastoderms durch das Hervorkriechen neuer Furchungszellen aus dem Dotter an die Oberfläche des Eies ausgefüllt werden, wahrscheinlich aber auch (obgleich ich mich nicht mit Gewißheit davon überzeugen konnte) durch Teilung der ersten an die Oberfläche hervorgetretenen Zellen.

Diese erste Periode in der Entwicklung des Eies, deren Dauer ich mit ULJANIN auf einige Stunden — sicherlich aber auf weniger als einen Tag — festsetzen kann, endet mit einem Stadium, von welchem ein Schnitt in der Fig. 14 dargestellt ist. Das ganze Ei ist schon mit einer durchgehenden Schicht von Blastodermzellen (*bl*) bedeckt, welche hier den gleichen Charakter aufweisen, wie die Furchungszellen auf dem vorhergehenden Stadium. Der Dotter ist, wie vorher, in einzelne Bezirke eingeteilt (*db*), aber es sind nur noch sehr wenige Zellen in demselben enthalten, da die meisten Furchungszellen zur Bildung des Blastoderms an die Oberfläche des Eies hervorgetreten sind. Die einen dieser im Dotter zurückgebliebenen Zellen liegen einzeln, in ziemlich großem Abstande voneinander, in demselben zerstreut und stellen Dotterzellen oder Vitellophagen (*dz*) dar. Außerdem befindet sich im Dotter, und zwar näher zum zukünftigen Hinterende des Embryos, ein kleines Häufchen dicht aneinander liegender Zellen (*g*): diese Zellen repräsentieren die Genitalanlage, welche demnach bei unsrer *Isotoma* schon sehr früh, und zwar gleichzeitig mit der Bildung des Blastoderms, differenziert wird. Auf dem hier beschriebenen Stadium sind zwischen den Blastodermzellen, den Dotterzellen und den Zellen der Genitalanlage, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, noch keine einigermaßen bemerkbaren Unterschiede vorhanden, sondern diese treten erst später auf.

Was nun den Ursprung dieser Genitalanlage anbetrifft, so konnte ich leider nicht mit Gewißheit feststellen, aus welcher Zelle oder aus welchen Zellen des vorhergehenden Stadiums sie hervorgeht. Allein die stets genau bestimmte Lage dieser Anlage im Dotter sowohl auf diesem Stadium, wie auch auf den nachfolgenden (vgl. die Figuren der folgenden Tafeln) berechtigen mich zu der Annahme, daß dieselbe vielleicht aus einer bestimmten inneren Zelle des 32zelligen, vielleicht auch schon des 16zelligen Stadiums hervorgeht. — Verhält sich dies in der Tat so, dann würden wir bei einer Collembola-Art eine ebenso frühe Differenzierung der Urgeschlechtszelle vor uns haben, wie sie kürzlich von HASPER (1911) für *Chironomus* beschrieben worden ist. Allein auch unabhängig von der Richtigkeit einer solchen Annahme steht doch fest, daß wir es bei *Isotoma cinerea* mit einer äußerst frühen Differenzierung der Genitalanlage im Keime zu tun haben.

Die Dotterzellen entstehen zweifellos aus denjenigen Furchungszellen, welche während der Bildung des Blastoderms im Dotter zurückgehalten werden. Abgesehen von dieser Entstehungsweise, welche jedenfalls die hauptsächlichste Rolle spielt, halte ich die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, daß einige der bereits an die Oberfläche des Eies gewanderten Zellen sich teilen, und daß eines der Produkte einer solchen Teilung sich wieder in den Dotter zurückbegibt, um sich später in eine Dotterzelle zu verwandeln. Zugunsten dieser Annahme sprechen einige Bilder, wie z. B. dasjenige Bild, welches man auf der Fig. 13 erblicken kann. Da um diese Zeit das Blastoderm noch nicht zur Bildung gelangt ist, so besteht natürlich keinerlei prinzipieller Unterschied zwischen diesem und jenem Modus in der Entstehung der Dotterzellen. Späterhin, wenn die gesamte Oberfläche des Eies mit einer Schicht von Blastodermzellen bedeckt ist, habe ich keine Abtrennung von in das Innere des Eies zur Ergänzung der Dotterzellen wandernden Elementen beobachten können.

Von früheren Autoren ist die Eifurchung mit Hilfe der Schnittmethode von Miss CLAYPOLE bei *Anurida* untersucht worden, wobei unsre Befunde fast in allen Punkten übereinstimmen. Geringe Abweichungen lassen sich darauf zurückführen, daß nach den Beobachtungen dieses Autors das Ei außer dem Chorion auch noch eine Dotterhülle besitzt, deren Vorhandensein auch NICOLET, LEMOINE, WHEELER und FOLSOM bestätigen und daß Miss CLAYPOLE außerdem das Vorhandensein einer Furchungshöhle leugnet. Es will mir dagegen scheinen, als würde die Anwesenheit dieser letzteren auf dem achtzelligen Stadium auch durch die entsprechende Zeichnung (Fig. 31) in der Arbeit von CLAYPOLE bestätigt; außerdem wurde eine Furchungshöhle auch von UZEL und PROWAZEK beobachtet.

Unter den auf diese Entwicklungsperiode bezüglichen Angaben andrer Autoren wird man, außer den alten Beobachtungen von ULJANIN und LEMOINE, von denen die letzteren wahrscheinlich auf Irrtum beruhen, bei den Beobachtungen von UZEL und PROWAZEK verweilen können. Diese Angaben weichen in einigen Einzelheiten von den meinigen ab, was ganz begreiflich erscheint, indem dieselben sich auf andre Formen beziehen, allein ein Punkt derselben ist dazu angetan, einige Zweifel in mir zu erwecken. PROWAZEK hält die Furchung bei den von ihm untersuchten Formen für eine inäquale, obgleich sie nach ihm einer adäqualen sehr nahe kommt. UZEL dagegen schreibt *Achorutes armatus* eine echte inäquale Furchung zu, mit der Bildung von Macro- und Micromeren. Die wahre inäquale Furchung, wie sie z. B. bei *Telyphonus* vorkommt [SCHIMKEWITSCH (1906)] bildet eine große Seltenheit im Typus der Arthropoden, so daß wir berechtigt sind derartigen Angaben gegenüber die größte Vorsicht walten zu lassen. Bei der Untersuchung in der Furchung begriffener Eier in Alkohol konnte ich sehr oft, und zwar namentlich auf dem achtzelligen Stadium, Bilder beobachten, welche an die Zeichnungen von Uzel erinnerten, da hier die Zellen der oberen oder der unteren Hälfte des Eies gewöhnlich kleiner erscheinen und den Eindruck von »Micromeren« hervorrufen. Allein durch vorsichtiges Umdrehen des Eies unter dem Deckgläschen, hauptsächlich aber durch Aufzeichnen eines jeden Blastomers dieses Stadiums mit dem Zeichenapparat, kann man sich leicht davon überzeugen, daß dieselben alle von völlig gleicher Größe sind. Es drängt sich die Frage auf, ob nicht die Macro- und Micromeren von Uzel ebenfalls solche nur scheinbare Bildungen darstellen?

Kein einziger unter den früheren Autoren hat bis jetzt die weiter oben von mir beschriebene Genitalanlage im Dotter beobachtet. Es ist natürlich durchaus nicht unmöglich, daß sich *Isotoma cinerea* in dieser Hinsicht scharf von den andern auf ihre Embryologie hin untersuchten Collembolen unterscheidet, allein in den Arbeiten meiner Vorgänger kann man einen gewissen Hinweis auf das Vorhandensein einer ebensolchen Genitalanlage auch bei andern Formen finden. Wie wir weiter unten sehen werden, entwickelt sich der Mitteldarm bei unsrer *Isotoma* gänzlich unabhängig von irgendwelchen Dotterelementen: es erscheint äußerst unwahrscheinlich, daß dieser Prozeß bei andern Formen der gleichen Ordnung in dieser Beziehung einen abweichenden Verlauf nehmen sollte. Indessen hat Uljanin bei den von ihm untersuchten Embryonen ein ziemlich früh im Dotter auftretendes Häufchen von Zellen beschrieben, aus denen sich, seiner Ansicht nach, der Mitteldarm entwickelt. Vergleicht man seine Fig. 7 der Taf. V z. B. mit unsrer Fig. 20, so erscheint es ziemlich wahrscheinlich, daß hier vielmehr von der Genitalanlage die Rede ist. Aus einem ebensolchen Häufchen von Zellen im Dotter entsteht der Mitteldarm auch nach den Beschreibungen von Uzel und Prowazek (vgl. im Gegensatz zum Texte des letzteren Autors dessen Fig. 4 und die Erklärung dazu), wobei diese Autoren offenbar den Irrtum von Uljanin wiederholen. Auch Miss Claypole hält zwei oder mehr mit den Dotterzellen im Dotter zurückbleibende Zellenhäufchen für das Entoderm, aber ihrer Beschreibung nach liegen dieselben näher beim Dorsalorgan, so daß hier offenbar nicht von der Genitalanlage, sondern von etwas anderm die Rede ist. Wie wir sehen werden, sprechen auch andre Befunde von Miss Claypole zugunsten der Anwesenheit einer derartigen Genitalanlage. Eine endgültige Beantwortung dieser Frage läßt sich naturgemäß nur durch eine neue Untersuchung herbeiführen.

Auf die frühe Differenzierung der Genitalanlage und die morphologische Bedeutung der Dotterzellen werde ich nochmals in dem letzten Kapitel dieser Arbeit zurückkommen, welches allgemeinen Betrachtungen gewidmet sein wird.

IV. Zweite Entwicklungsperiode. — Bildung des unteren Blattes, des Dorsalorgans und der embryonalen Hüllen.

(Tafel XI.)

Die zweite Periode in der Entwicklung des Eies beginnt mit der Entstehung des unteren Blattes. Ich ziehe diese Bezeichnung den andern vor, indem die Begriffe des »primären« und »sekundären« Entoderms bei den Insekten gänzlich untereinander verwirrt sind, und der Ausdruck »Entomesoderm« bisweilen zur Bezeichnung derjenigen Fälle einer Mesodermanlage verwendet wird, wenn das Mesoderm aus dem Entoderm hervorgeht [vgl. z. B. die neueste Auflage des Lehrbuches von Korschelt und Heider (1910)]. In Anbetracht dieser Umstände erscheint die Bezeichnung »unteres Blatt«, besonders wenn es sich um Insekten handelt, als die bequemste.

Die Bildung dieses unteren Blattes ist an keinen bestimmten Punkt der Oberfläche des Eies gebunden, sondern geht unter dem gesamten Blastoderm vor sich. Auf der Fig. 15 ist der Teil eines Schnittes durch ein Ei bald nach der Bildung des Blastoderms dargestellt: wir erkennen hier, daß das Blastoderm stellenweise noch einschichtig ist, allein meistens hat sich zwischen den oberflächlichen Zellen und dem Dotter bereits eine zweite Schicht von Zellen gebildet, und diese unteren Zellen, welche sich noch in keiner Weise von den oberflächlichen Zellen unterscheiden, sind nun eben die ersten Elemente des unteren Blattes (*ub*). Auch ihr Ursprung geht deutlich aus der gleichen Zeichnung hervor, da auf derselben stellenweise Bilder einer Zweiteilung der Blastodermzellen zu sehen sind, und zwar einer Teilung in eine obere oberflächliche und in eine untere Zelle (*t*/). Das untere Blatt entsteht demnach bei *Isotoma cinerea* sofort nach der Bildung des Blastoderms und zwar durch Teilung seiner Zellen in zwei Schichten, eine obere, welche als Ectoderm anzusehen ist, und eine untere, d. h. das untere Keimblatt. Es ist sehr wohl möglich, daß neben der Teilung der Blastodermzellen einige Elemente des unteren Keimblattes auch durch einfache Einwanderung von Blastodermzellen nach unten entstehen, und dies um so mehr, als ich auf meinen Präparaten bisweilen Bilder angetroffen habe, welche sich in diesem Sinne am ehesten erklären ließen (vgl. Fig. 15*e*). Allein eine solche Einwanderung, wenn sie in der Tat stattfindet, muß auch durch die Teilung von Blastodermzellen hervorgerufen werden, wobei diese Teilung aber nicht in radialer, sondern in tangentialer Richtung vor sich gehen muß; wir können demnach, auch diese Möglichkeit in Betracht ziehend, immerhin sagen, daß die Elemente des unteren Blattes unter der gesamten Oberfläche des Eies durch Teilung der Blastodermzellen in zwei Schichten entstehen.

Die Fig. 16 stellt einen Schnitt durch das Ei dar, wenn dieser Prozeß bereits sein Ende erreicht hat und wir auf der Oberfläche des Eies zwei schärfer ausgesprochene Schichten vor uns haben: das Ectoderm (*ect*) und das untere Blatt (*ub*). Auf diesem selben Stadium entsteht, was auch aus der Figur zu ersehen ist, zum ersten Mal ein schärferer Unterschied zwischen den Elementen der beiden primären Keimblätter einerseits und den Dotterzellen anderseits: in den letzteren (*dz*) ist das Protoplasma um diese Zeit mit großen Vacuolen angefüllt, welche wahrscheinlich die Resorptionsprodukte des Dotters enthalten und sich infolgedessen durch Farben gar nicht färben lassen, so daß nur die Kerne der Dotterzellen deutlich im Dotter hervortreten. Sie liegen zum Teil in der Mitte, zum Teil näher zum Rande der Bezirke, in welche der Dotter wie früher zerfällt. — Die Zellen der Genitalanlage (*g*) nehmen im Dotter ihre frühere Lage ein; ihre Zahl hat im Vergleich zu dem auf Fig. 14 abgebildeten Stadium etwas zugenommen und die Zellen selbst sind infolgedessen etwas kleiner geworden und erinnern ihrer äußeren Gestalt nach mehr an die Zellen der Keimblätter: obgleich ihr Protoplasma auch ziemlich stark vacuolisiert ist, so färben sie sich doch stärker, weshalb sie viel schärfer im Dotter hervortreten, als die Dotterzellen. Die ganze Anlage nimmt eine mehr regelmäßig runde Gestalt an und liegt, wie auch auf allen nachfolgenden Stadien, näher zur späteren Ventralseite und dem späteren Hinterende des Embryos.

Die von mir beschriebene Entstehungsweise des unteren Blattes bei unsrer *Isotoma* unterscheidet sich in beträchtlicher Weise von dem gleichen Prozesse, wie er für die meisten Insekten charakteristisch ist, und zwar erstens durch das Fehlen einer Primitivrinne (welche hier natürlich nicht vorhanden sein kann) und zweitens dadurch, daß seine Entstehung nicht an eine bestimmte Stelle gebunden ist, sondern unterhalb der gesamten Oberfläche des Eies vor sich geht.

Bedienen wir uns der allgemein angenommenen Terminologie, so können wir diese Entstehungsweise als eine multipolare Entodermbildung bezeichnen, speziell eine gemischte Delamination (METSCHNIKOFF (1886)], indem das untere Blatt hier sowohl durch Zellteilung als auch durch Einwanderung von Zellen ins Innere entsteht. Allein dieser Prozeß steht nicht ganz vereinzelt unter analogen Erscheinungen bei den übrigen Insekten und den Myriopoden da: nach dem gleichen Typus erfolgt auch die Bildung des unteren Blattes (des »Mesoderms«) nach Heymons bei *Gryllotalpa*, *Phyllodromia* (1895) und *Scolopendra* (1901), nach Knower (1900) bei *Eutermes* und, nach einer kurzen vorläufigen Mitteilung von Lignau (1911a) zu urteilen, vielleicht auch bei *Polydesmus*. Am Schlusse meiner Arbeit werde ich ausführlicher bei der Frage über die Keimblätter verweilen und will hier nur bemerken, daß ich eine solche Entstehungsweise des unteren Blattes in der Gruppe der Tracheata für die primitivere halte (und dies um so mehr, als sie nur bei ziemlich tief stehenden Vertretern dieser Gruppe gefunden wurde). Die Gastrulation und die Bildung der Primitivrinne hat sich, wie mir scheint, bei den Insekten (und vielleicht auch im ganzen Tierreiche) aus dieser primitiveren Entstehungsweise — der multipolaren Immigration — herausgebildet, und dies zum Zwecke einer Verkürzung des Entwicklungsprozesses und aus rein mechanischen Gründen, was schon unter andern von Heymons (1895) bemerkt worden ist, welcher das untere Blatt irrtümlicherweise für das Mesoderm hielt.

In den Arbeiten der vorhergehenden Autoren wird der Ursprung dieses unteren Blattes nicht richtig beschrieben. Miss Claypole hält dasselbe für das Mesoderm; indem sie ganz richtig bemerkt, daß dieses untere Blatt anfänglich unter der ganzen Oberfläche des Eies entsteht, vermutet sie indessen, daß beide Schichten gleichzeitig durch das Heraustreten von Furchungszellen an die Oberfläche angelegt werden. Augenscheinlich hatte sie keine Embryonen mit einschichtigem Blastoderm zur Verfügung, an denen auf durch sie geführten Schnitten, wie z. B. auf unserer Fig. 14, ganz deutlich zu sehen ist, wie im Dotter um diese Zeit so wenige Zellen zurückbleiben, daß das untere Blatt überhaupt nur aus dem Blastoderm entstehen kann. Uljanin beobachtete den Zerfall des Blastoderms in zwei Schichten, welchen er auch richtig beschrieb, allein er bezeichnet diese beiden ersten primären Keimblätter als ein mehrschichtiges Blastoderm, indem er die Entstehung des oberen und des unteren Blattes auf ein späteres Stadium bezieht. Von einer Mehrschichtigkeit des Blastoderms schreiben auch Uzel und Prowazek, ohne sich bei der Frage nach der Entstehung des unteren Blattes aufzuhalten (über die in den Arbeiten aller dieser Autoren erwähnte angebliche entodermale Anlage habe ich schon weiter oben gesprochen).

Es verdient Beachtung, daß bei *Lepisma* das »Mesoderm« (d. h.

unser unteres Blatt) durch Abspaltung vom Blastoderm in den beiden hinteren Dritteln der kleinen Keimscheibe entsteht, und zwar augenscheinlich ohne die Bildung einer Rinne und Einstülpung. Leider ist es mir nicht gelungen, jene ziemlich genaue Beschreibung der Anlage der Keimblätter bei *Campodea*, wie sie Uzel in seiner Arbeit mitteilt, in irgendwelchen Zusammenhang mit meinen Beobachtungen, wie auch überhaupt mit den Angaben über die Entwicklung der andern Insekten zu bringen, und zwar wegen ihres so überaus eigenartigen Charakters. — Eine neue Untersuchung dieser Beziehungen wäre von um so größerem Interesse, als die ferneren Entwicklungsprozesse, angefangen von dem Momente der Anlage des Keimstreifens, bei *Campodea* mit unsrer *Isotoma* außerordentlich übereinstimmen.

Wir sind bei dem Momente in der Entwicklung stehen geblieben, wo die beiden Keimblätter auftraten und Unterschiede in dem Charakter dieser beiden Blätter, der Genitalanlage und der Dotterzellen, entstanden. Auf diesem Stadium besitzt der Embryo nicht mehr eine runde, sondern eine ovale Gestalt, mit einem etwas zugespitzten Pole (Fig. 16). Diese Erscheinung ist von den späteren Autoren, mit Ausnahme von Uljanin und Nicolet, garnicht vermerkt worden, wobei dieser letztere Autor dieses Stadium den »birnförmigen Embryo« nannte. Nach Uljanin, welcher die Entwicklung der Poduren intra vitam beobachtete, »entsteht eine solche Gestalt, infolge Zusammenziehens des Eiinhaltes innerhalb des Chorions, was zur Folge hat, daß der Inhalt des Eies an zwei einander gegenüberliegenden Punkten von der Eihülle absteht, an zwei andern einander gegenüberliegenden Punkten dagegen dieselbe fast berührt« (Seite 4). — Späterhin nimmt das Ei von Neuem eine kugelförmige Gestalt an.

Eben auf diesem Stadium des birnförmigen Keimes beginnt an dessen etwas zugespitztem Pole die Bildung des eigenartigen Dorsalorgans der Collembola aus Zellen des Ectoderms. Wir haben schon auf der Fig. 16 gesehen, daß die Ectodermzellen sich an dieser Stelle durch ihre beträchtlichere Höhe von den benachbarten Zellen unterscheiden: dies ist nun eben die erste Anlage des Dorsalorgans (*aDO*). Die Zunahme der Dimensionen der Ectodermzellen dieses Häufchens dauert auch später noch an, so daß diese Anlage des Dorsalorgans sich recht bald ziemlich scharf von den an sie anstoßenden beiden Keimschichten abhebt (Fig. 17). An seiner Bildung nehmen ausschließlich Zellen des Ectoderms teil: anfänglich ist das untere Blatt auch unter derjenigen Stelle entwickelt, wo das Dorsalorgan entsteht (wie überhaupt unter der gesamten Oberfläche des Eies), später aber verschwinden seine Zellen hier. — In einigen Fällen geht dieses Verschwinden sehr früh vor sich, und zwar auf dem in Fig. 16 dargestellten Stadium, wo unterhalb der ersten Anlage des Dorsalorgans schon keine Elemente des unteren Blattes mehr vorhanden sind. In diesem Falle scheinen mir diese letzteren durch die in ihren Dimensionen zunehmenden Zellen einer solchen Anlage einfach nach unten weggedrängt zu werden. In andern Fällen wird das untere Blatt unter dieser Stelle länger erhalten, selbst noch auf dem Stadium der Fig. 17. Auf letzterer kann man dabei sehen, daß die Zellen des unteren Blattes unter dem Dorsalorgan selbst ein einigermaßen eigenartiges Aussehen angenommen haben: sie haben hier den Zusammenhang miteinander verloren, lösen sich auch von dem Ectoderm ab und liegen unmittelbar am Dotter, in den sie beinahe hereinragen (*par*). Das Protoplasma dieser freigewordenen und augenscheinlich in den Dotter einwandernden Zellen ist stark vacuolisiert und ihr Kern hat häufig das Aussehen mehrerer einzelner Anhäufungen, welche sich mit Boraxcarmin intensiv färben, oder aber er ist nach dem Rande der Zelle hin verlagert.

Diese Bilder lassen sich am leichtesten in dem Sinne deuten, daß diese Zellen des unteren Blattes unterhalb des Dorsalorgans überflüssig werden und, indem sie in den Dotter einwandern, einer Degeneration unterliegen. Es muß hierbei die Ähnlichkeit dieser Zellen mit den bei den höherstehenden Insekten schon längst bekannten Gebilden hervorgehoben werden, welche von HEYMONS (1895) den Namen Paracyten erhalten haben. Am charakteristischsten für die Paracyten sind die Veränderungen in der Kernsubstanz, welche nach FRIEDERICHS (1906), dem wir die ausführlichsten Angaben über solche Gebilde verdanken, vielleicht im Zusammenhange mit ihrer secretorischen Tätigkeit im Dotter stehen. Paracyten sind bei den Embryonen verschiedener Ordnungen der Insekten beschrieben worden, wobei deren Ablösung von den verschiedensten Zellen beobachtet wurde (so von denen des Blastoderms, des Dotters, von den Genitalzellen, den Mesodermzellen u. dergl. m.).

Bei den Embryonen von *Isotoma* habe ich diese Paracyten ziemlich selten beobachtet, wobei fast stets eine Lostrennung derselben von den Elementen des unteren Blattes vorlag. Einen solchen Zerfall dieser letzteren habe ich bei Embryonen sowohl während der zweiten Entwicklungsperiode als auch auf späteren Stadien beobachtet, wo der Keimstreifen schon ausgebildet war. Das weitere Schicksal dieser Zellen und die an ihnen vorgehenden Veränderungen habe ich nicht verfolgen können, um so mehr als die außerordentlich geringe Größe aller Elemente bei *Isotoma cinerea* diese Form zu einem wenig geeigneten Objekt für histologische Untersuchungen machte. — Ich bin indessen der Überzeugung, daß wir es hier einfach mit Degenerationserscheinungen bei einigen Zellen zu tun haben. Zu meiner Verfügung standen einige Embryonen von deutlich pathologischem Charakter und zwar sowohl vor der Anlage des Dorsalorgans, wie auch nach diesem Prozesse, bei denen der größte Teil der Zellen des unteren Blattes einem derartigen Zerfall unterlegen war und das Aussehen von Paracyten hatte; daß ich es in diesem Falle mit zweifellos pathologischen Fällen zu tun hatte, geht schon daraus hervor, daß ich auch auf späteren Stadien, ungeachtet der großen Anzahl der von mir untersuchten Embryonen, nichts gesehen habe, was an derartige Bilder erinnert hätte. Hieraus wird man, glaube ich, den Schluß ziehen können, daß die Umwandlung eines großen Teils der Elemente des unteren Blattes in Paracyten von einem anormalen Verlauf der Entwicklung des Embryos Zeugnis ablegt, welch letzterer denn auch bald zugrunde geht, während dieser Prozeß in kleinerem Maßstabe dagegen zum Zweck der Vernichtung der nicht mehr notwendigen Elemente, so z. B. der Zellen des unteren Blattes, unter dem in der Ausbildung begriffenen Dorsalorgan noch weiter vor sich geht.

Ziemlich bald nach dem ersten Auftreten der Anlage des Dorsalorgans nimmt letzteres schon seine ganz fertige Gestalt an. Ein derartiges Aussehen besitzt es bei dem im Schnitte auf Fig. 18 dargestellten Embryo. — Ein großer Teil seiner Oberfläche ist hier, wie auch auf dem vorhergehenden Stadium, von den Zellen der zwei primären Keimblätter bedeckt, während sich auf dem dorsalen Pole das Häufchen größerer, langgestreckter Zellen des Dorsalorgans befindet, welche tief in den Dotter hereinragen (*DO*). Die Grenzen zwischen den Zellen dieses und der darauffolgenden Stadien bis zu dem Zerreißen des Chorion sind für gewöhnlich nicht zu sehen, da zu der gleichen Zeit unter dem Chorion die Abscheidung der cuticularen Keimhülle beginnt, weshalb diese Stadien sich viel schlechter fixieren lassen, als die vorhergehenden und die darauffolgenden. Dafür treten bald nach dem Zerreißen des Chorion die Grenzen zwischen den Zellen äußerst scharf hervor und der histologische Charakter aller Elemente wird dann bei dem Embryo viel deutlicher, so daß es besser ist, sich mit dem Bau des Dorsalorgans erst auf späteren Stadien bekannt zu machen.

Die Fig. 26 stellt einen Schnitt durch den dorsalen oberen Teil eines solchen späteren Embryos dar (welcher schon der dritten Entwicklungsperiode angehört), auf dem auch das Dorsalorgan (*DO*) sehr gut zu erkennen ist. Wir sehen hier, daß die Zellen des letzteren um ein Vielfaches größer sind, als die daranstoßenden Zellen des Ectoderms, deren Fortsetzung sie gewissermaßen bilden. Eine jede der Zellen ist stark in die Länge gestreckt, mit erweitertem inneren und stark verjüngtem äußeren Ende, wobei diese äußeren zugespitzten Enden der Zellen des Dorsalorgans in der Mitte seiner äußeren Oberfläche dicht bei einander liegen. Die inneren, erweiterten Enden der Zellen enthalten je einen ziemlich großen Kern; ihr Protoplasma ist in diesem Teile stark vacuolisiert. Nach außen zu nimmt die Vacuolisierung mit zunehmender Verschmälerung der ganzen Zelle im Gegenteil an Intensität ab, wobei sie schließlich gänzlich verschwindet und durch einen auf das Deutlichste ausgesprochenen fibrillären Bau ersetzt wird, so daß der Eindruck hervorgerufen wird, als ob die Zellen des Dorsalorgans sich nach der Peripherie zu stark verschmälern und in ein Bündel dünner Fäden übergehen, unter denen die Grenzen der einzelnen Zellen nicht mehr zu erkennen sind. Ein derartiges Bild spricht natürlich für eine intensive secretorische (oder excretorische) Tätigkeit des Dorsalorgans und verleiht demselben den Charakter einer Drüse: der fibrilläre Bau der in die Länge gezogenen äußeren Enden der Zellen kann durch die Anhäufung eines nach außen strömenden Secrets in denselben erklärt werden, welches wahrscheinlich in der Nähe des Kernes, in ihren erweiterten inneren Enden hervorgebracht wird, wo das Protoplasma viele Vacuolen enthält.

Aus der Fig. 26, auf die sich unsre Beschreibung bezieht, ist zu ersehen, daß die äußeren Enden der Zellen des Dorsalorgans gleichsam aus dem Embryo hervortreten und über dessen Oberfläche hervorragen, indem sie sich mit der das Ei umgebenden Hülle verbinden. Letzteres ist nur für ein späteres Stadium, nach erfolgter Zerreißung des Chorions, charakteristisch; während der zweiten Entwicklungsperiode hingegen und speciell bald nach der Bildung des Dorsalorgans ist ein solches Verhalten noch nicht zu bemerken, und seine äußere Oberfläche bildet eine direkte Fortsetzung der Oberfläche des Ectoderms, über welches das Dorsalorgan in keiner Weise hervorragt (Fig. 18). — Mit dieser Ausnahme besitzen die Zellen des Dorsalorgans (*DO*), und zwar sowohl gleich nach dessen völliger Ausbildung, wie auch überhaupt während der gesamten zweiten Entwicklungsperiode (Fig. 18, 19, 21, 22) denselben Charakter, wie er von uns nach einem späteren Stadium (Fig. 26) abgebildet und beschrieben worden ist, d. h. sie bestehen eine jede aus einem breiteren inneren Teile mit stark vacuolisiertem Protoplasma und einem in die Länge gestreckten äußeren Teile mit fibrillärem Bau, obgleich die Grenzen zwischen diesen Zellen hier meistens nicht zu sehen sind. Nach der völligen Ausbildung des Dorsalorgans sind unterhalb desselben keine Spuren mehr von den Zellen des unteren Blattes zu sehen, welche einst auch an dieser Stelle vorhanden waren, während die Zellen des Ectoderms dicht bis an die Zellen des Dorsalorgans heranreichen, so daß dieses letztere, wie aus der Fig. 18 u. v. a. zu ersehen ist, den Eindruck eines nach innen ausgewachsenen Ectodermbezirks hervorruft, welchen es denn auch in der Tat darstellt. Was nun endlich die allgemeine Gestaltung dieses Gebildes anbetrifft, so wird dasselbe am besten durch die alte Bezeichnung eines »kugelförmigen Organs« (ULJANIN) charakterisiert, obgleich diese Gestalt bisweilen durch diejenige eines weniger regelmäßigen Sphaeroids ersetzt wird.

Sofort nach der Anlage des Dorsalorgans beginnt die Abscheidung der ersten cuticulären Hülle durch den Embryo, wobei diese Hülle unter dem Chorion durch die gesamte Oberfläche des Ectoderms abgeschieden wird. Auf demselben Schnitte, wo das Dorsalorgan seine endgültige Größe erreicht hat (Fig. 18), wie auch auf dem Schnitte durch das darauffolgende Stadium (Fig. 19), sehen wir, daß der äußere Rand der Ectodermzellen eine scharf ausgesprochene Kontur (ah_1) besitzt, wobei nach der Färbung mit Wasserblau nach BLOCHMANN dieser Saum stark gefärbt erscheint, wie sich auf älteren Stadien auch die cuticulären Keimhüllen mit diesem Färbemittel färben. Offenbar haben wir es hier mit dem Entstehen einer solchen Hülle zu tun, welche als das Ergebnis einer Verwandlung der äußeren Schicht der Ectodermzellen gebildet wird. — Untersucht man solche Embryonen in einem Tropfen Alkohol, so kann man bisweilen durch vorsichtiges Drücken mit der Nadel auf das mit Wachsfüßchen versehene Deckgläschen die Loslösung dieser cuticulären Hülle von der Oberfläche des Keimes bewirken, obgleich sie dieser letzteren auf diesen Stadien noch sehr fest anliegt.

Damit eine solche Loslösung auf natürlichem Wege erfolgen kann, beginnt die Oberfläche des Embryos sofort nach der Bildung dieser denselben bedeckenden Cuticula eine Menge von Falten zu bilden, wobei auch die Keimhülle anfangs alle diese Unebenheiten mit annimmt, bis sie sich vollständig von der Oberfläche des Embryos abgetrennt hat.

Dieser Vorgang beginnt mit der Bildung einer sehr tiefen Furche, welche um das ganze Ei herum längs dessen Meridian verläuft, wie dies sowohl an dem Ei in toto, wie auch auf Schnitten durch dasselbe zu sehen ist (Fig. 19). Diese Furche (f) beginnt auf der Dorsalseite des Eies, gleich hinter dem Dorsalorgan (d. h. sie verläuft auf derjenigen Seite dieses letzteren, welche der Genitalanlage (*g*) zugewandt ist) und verbreitet sich von hier auf die lateralen Seiten des Embryos, wobei sie auch auf dessen ventrale Seite übergeht, d. h. denselben ringsherum umgibt. Die Ventralseite des Eies durchschneidet diese Furche näher an dessen vorderem (von der Genitalanlage entfernten) Ende, indem sie auf diese Weise einen Winkel von etwa 45° mit der Hauptachse des Eies bildet, wenn man die Längsachse des birnförmigen Embryos, oder aber (auf späteren Stadien, wenn der Keim von Neuem rund geworden ist) die von dem Dorsalorgan zur Ventralseite des Eies parallel zu der Genitalanlage verlaufende Gerade als solche auffaßt.

Diese Furche ist so scharf ausgesprochen und sowohl auf diesem Stadium, wie auch auf den darauf folgenden (Fig. 20, 21) so deutlich zu sehen, daß sich einem unwillkürlich die Annahme aufdrängt, daß irgendwelche Vorgänge in der inneren Entwicklung des Keimes mit dieser Furche im Zusammenhange stehen müssen. Allein diese Annahme ist durchaus unberechtigt, indem nach dem Zerreißen des Chorion, wenn die Oberfläche des Keimes sich glättet, von dieser Furche, wie auch von den kleineren, keine Spur mehr zu bemerken ist. Die lateralen Seiten der Furche sind mit Zellen des Ectoderms und des unteren Blattes ausgekleidet, während ihr Boden, wie dies aus der Fig. 19 zu ersehen ist, gewöhnlich nur aus einer Schicht von Ectodermzellen gebildet wird, indem die Zellen des unteren Blattes zur Seite verdrängt werden.

Anfänglich ruft diese tiefe meridionale Furche keine Veränderung in der Lage des Dorsalorgans, neben welchem sie vorläuft, hervor; allein je tiefer die Furche wird, um so mehr zieht sie dieses Organ mit sich, welches sich allmählich um einen ziemlich beträchtlichen Winkel von seiner früheren Lage abwendet. Wenn dieser Prozeß sein Maximum erreicht hat, so erweist sich das Dorsalorgan als um fast 90° gedreht und seine freie Oberfläche ist um diese Zeit nicht mehr nach außen, sondern nach der Höhlung der Furche gewendet (Fig. 21), sowie in der Richtung nach dem Hinterende des Embryos (vgl. Fig. 21 mit der Fig. 20, wo auch die Genitalanlage abgebildet ist; beide beziehen sich auf ein und denselben Embryo).

Zu dieser Zeit bedeckt sich die gesamte Oberfläche des Embryos, abgesehen von der oben beschriebenen tiefen meridionalen Furche, auch noch mit einer Menge von Falten und kleinen Furchen, welche zum Teil auch auf Schnitten zu sehen sind (Fig. 20, 21, 22). Auf diesem Stadium ist der Embryo gänzlich undurchsichtig und bei seinem Studium im Alkoholtropfen kann man sich nur von dem Vorhandensein dieser faltigen Oberfläche überzeugen, ohne eine Vorstellung von dem inneren Bau zu gewinnen. Und doch kann man dabei sowohl vor dem Auftreten dieser Falten, wie auch nach ihrem Verschwinden, wenn das Chorion bereits geplatzt ist, viele Einzelheiten im inneren Baue des Eies bemerken.

Die cuticuläre Hülle des Embryos (h_1) macht alle Unregelmäßigkeiten der Eioberfläche mit, löst sich aber sodann infolge des Auftretens dieser Fältchen und Furchen von derselben ab und liegt frei zwischen Embryo und Chorion (Fig. 20, 21, 22). Auf ihr kann man um diese Zeit stets noch die gleichen Erhöhungen und Vertiefungen bemerken, wie auf der Oberfläche des Ectoderms; sie erstreckt sich auch in die Vertiefung der meridionalen Furche herein, wobei das Wasserblau, wie auch früher, diese bereits abgetrennte Hülle intensiv färbt.

Die zweite Periode in der Entwicklung des Eies erreicht ihr Ende mit dem Zerreißen des Chorion und der Abscheidung einer zweiten ebensolchen embryonalen Cuticula unter der ersten Embryonalhülle. Für das Studium gerade dieser zwei Prozesse muß die Entwicklung intra vitam verfolgt werden, was von mir seiner Zeit leider nicht ausgeführt worden war; nach Präparaten allein ist es hingegen sehr schwer sich über diese Vorgänge völlige Klarheit zu verschaffen, und dies um so mehr, als auch die Fixierung des Materials infolge des Vorhandenseins zweier Hüllen (des Chorions und der ersten Embryonalhülle) viel zu wünschen übrig läßt.

Auf Eiern kurz vor dem Zerreißen des Chorions (letzteres kann leicht daraus ersehen werden, daß das Chorion bei schwachem Druck außerordentlich leicht zerreißt) ist die Oberfläche des Ectoderms noch ebenso uneben und die embryonale Cuticula (h_1) ist ganz von ihr losgelöst (Fig. 23). Allein die meridionale Furche (f) ist hier viel weniger tief und das Dorsalorgan (DO) nimmt seine frühere Lage ein, indem es mit den äußeren Enden seiner Zellen nicht mehr nach der Höhlung der Furche, sondern wiederum wie früher nach außen gerichtet ist. Dabei fällt der Umstand in die Augen, daß das Dorsalorgan im Vergleiche mit seiner früheren Lage, wie sie zum Beispiel auf der Fig. 18 dargestellt ist, nunmehr weiter über die allgemeine Oberfläche des Embryos hervorragt. — Derartige Bilder lassen sich, wie mir scheint, am ehesten in dem Sinne deuten, daß das von der Furche in eine seitliche Lage mitfortgezogene Dorsalorgan sich von neuem nach außen vorstülpt, wobei es zum Teil auch das Ectoderm von dem Boden der

Furche mit sich zieht, was eine Verringerung der Dimensionen dieser letzteren zur Folge hat. Es dürfte äußerst schwer fallen, dieser Rückkehr des Dorsalorgans in seine frühere Lage eine andre Deutung zu geben; anderseits bin ich vollkommen davon überzeugt, daß die von mir beschriebene Aufeinanderfolge der Stadien, trotz des Fehlens von Beobachtungen intra vitam, der Wirklichkeit entspricht. Abgesehen von dem Charakter selbst eines jeden Stadiums (so z. B. der stärkeren oder schwächeren Entwicklung der ersten Keimhülle, der äußerst geringen Widerstandsfähigkeit des Chorions vor seiner Zerreißung) habe ich mich auch noch durch die Verteilung des Materials in meinen Gläschen leiten lassen. Die auf den Fig. 18, 19, 20, 21 abgebildeten Entwicklungsstadien kommen immer zusammen vor und dabei in annähernd gleicher Anzahl, während das Stadium der Fig. 22 nur in dem am nächsten Tage fixierten Materiale vorkommt, wobei in diesem letzteren schon Embryonen mit abgeworfenem Chorion vorwiegen, welche zur dritten Entwicklungsperiode gehören.

In Anbetracht dieses Umstandes scheint es mir, als ob die Vorstülpung des Dorsalorgans nach der Oberfläche einen Anstoß zu der Zerreißung des Chorions gäbe, welches um diese Zeit dem Embryo zu eng wird. Unter der Einwirkung der Vorstülpung nimmt der von innen auf das Chorion ausgeübte Druck an Intensität zu, dasselbe platzt in zwei Hälften und seine Stelle nimmt die zu dieser Zeit bereits völlig ausgebildete erste cuticulare Hülle ein. — Verläuft die Sache wirklich in dieser Weise, so wird man auch die Bedeutung der tiefen meridionalen Furche um das Ei begreifen können, welche weiter oben beschrieben wurde. Die kleineren Furchen und Falten an der Oberfläche des Eies stehen in zweifellosem Zusammenhange mit der Loslösung der ersten embryonalen Cuticula, während der meridionalen Furche außerdem noch eine specielle Aufgabe zukommt, und zwar das Dorsalorgan aus seiner normalen Lage zu bringen, indem sie dasselbe um 90% zur Seite neigt und dadurch ermöglicht, das es sich später wiederum nach außen vorstülpt, was dann ein Zerreißen des Chorions bewirkt. Zugunsten einer selbständigen Bestimmung der meridionalen Furche scheint mir auch deren frühere Anlage zu sprechen, noch bevor an der Oberfläche die kleinen Falten und Furchen auftreten.

Dieses ist die Deutung, welche ich den von mir auf Präparaten beobachteten Bildern geben kann und so stelle ich mir die Ursachen vor, welche das Zerreißen des Chorions am Ende der zweiten Periode der Entwicklung des Eies hervorrufen. Ich muß nochmals betonen, daß alle diese Betrachtungen nicht auf direkten Beobachtungen beruhen, sondern auf indirekten Angaben, weshalb für eine endgültige Lösung dieser Frage und eine Nachprüfung meiner Annahme das Studium intra vitam erforderlich ist. Leider sind alle Angaben über diese Periode in der Entwicklung in den Arbeiten meiner Vorgänger, welche die Entwicklung an lebendem Materiale studiert haben, nur sehr spärlich vorhanden und dazu noch größtenteils irrtümlich.

Es mag hier gleich hervorgehoben werden, daß, wenn meine Erwägungen richtig sind, das Zerreißen des Chorions bei unserm Embryo nicht auf rein mechanischem Wege, und zwar infolge des Wachstums des Embryos und des von innen auf das Chorion ausgeübten passiven Druckes vor sich geht, sondern durch die aktive Tätigkeit des Embryos selbst hervorgerufen wird, welcher zu diesem Zwecke im Verlaufe seiner Entwicklung eine Reihe spezieller Prozesse durchmacht (Bildung einer meridionalen Furche, Verlagerung des Dorsalorgans, dessen Vorstülpung nach außen). Es kann dies mit der Auffassung von KAUTSCH (1909) in eine Reihe gestellt werden, nach welcher die Umrollung des Embryos bei den Spinnen (eine analoge Erscheinung haben wir auch bei den Embryonen von *Isotoma*) nicht durch einen mechanischen Druck erklärt werden kann, wie dies von MONTGOMERY (1909) behauptet wurde, eine Auffassung, deren Richtigkeit KAUTSCH kürzlich auch durch experimentelle Versuche an Embryonen nachgewiesen hat (1910b).

Während der Vorstülpung des Dorsalorgans nach der Oberfläche vor dem Zerreißen des Chorions, d. h. auf dem in Fig. 22 dargestellten Stadium, kann man von neuem die Bildung der Paracyten beobachten, von denen oben die Rede war. Auf Schnitten durch derartige Embryonen sind solche degenerierende Zellen gewöhnlich im Dotter dicht neben dem Dorsalorgan und der im Verschwinden begriffenen meridionalen Furche zu bemerken (Fig. 22 *par*). Wahrscheinlich wird ein Teil der Elemente vom Boden dieser letzteren bei der beginnenden Glättung der Keimoberfläche nicht noch außen vorgestülpt, sondern zerfällt in einzelne Zellen, welche in den Dotter wandern und dort der Degeneration verfallen. Diesen Zellen vom Boden der meridionalen Furche schließen sich andere Zellen an, welche größtenteils ebenfalls aus den zunächstliegenden Bezirken des Dorsalorgans stammen und dasselbe Schicksal erleiden, d. h. in den Dotter auswandern und dort zugrunde gehen. Auf den darauffolgenden Stadien sind im Dotter in der Nähe des Dorsalorgans schon keine Paracyten mehr zu sehen.

Das Chorion zerreißt in zwei gleiche Hälften, welche, wie dies schon von den früheren Autoren (NICOLET, ULJANIN, UZEL) beschrieben worden ist, unter dem Andrange der ersten embryonalen Cuticula auseinandertreten und schließlich in Gestalt zweier Mützen auf derselben hängen bleiben. Die embryonale Cuticula nimmt ein glattes Aussehen an, indem alle bis dahin auf ihr vorhandenen Falten und Vertiefungen verschwinden und zwischen ihr und dem Embryo tritt ein ziemlich großer Zwischenraum auf. Auf unsrer Fig. 23 ist das erste Stadium der dritten Periode in der Entwicklung dargestellt, auf welchem auch diese Embryonalhülle (h_1) gut zu sehen ist, wie auch die auf derselben einander gegenübersitzenden Chorionhälften (*ch*), welche die Gestalt zweier zusammengedrückter Hüte oder Mützen besitzen. Letztere verbleiben in dieser Gestalt auf der äußeren Embryonalhülle während der ganzen dritten und vierten Entwicklungsperiode bis zu dem Ausschlüpfen des Embryos aus dem Ei. Irgendwelche Fortsätze auf der äußeren Embryonalhülle, wie sie bei andern Collembola beobachtet wurden (NICOLET, ULJANIN u. a.), sind bei *Isotoma cinerea* nicht vorhanden: diese Hülle ist hier vollständig glatt und strukturlos.

Die Fig. 23 ist bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet, wie die äußere Gestalt des Eies und der ersten Furchungsstadien auf den Fig. 1—5 (300 : 1): eine Vergleichung der ersteren mit letzteren zeigt deutlich, daß das nach dem Zerreißen des Chorions nunmehr von der cuticularen Keimhülle umgebene Ei beträchtlich größer geworden ist. Einen gewissen Teil dieser Vergrößerung wird man bei meinem Materiale übrigens auf Kosten der Wirkung der Fixierungsflüssigkeit und des Alkohols setzen müssen, indem die Vergrößerung nach den von ULJANIN an lebendem Materiale angestellten Messungen etwas geringer ist (bei einer Form mit 0,2 mm z. B. nur bis zu 0,28 mm). In Anbetracht dieses Umstandes will ich meine Zahlen hier nicht anführen.

Während des Zerreißens des Chorions wird auch die dritte Hülle des Embryos, die zweite embryonale Cuticula abgeschieden. Unmittelbar vor dem Zerreißen des Chorions (Fig. 22) ist dieselbe noch nicht vorhanden, während sie auf allen darauffolgenden Stadien sowohl auf Totalpräparaten (Fig. 23), wie auch auf Schnitten (Fig. 24, 25) gut zu sehen ist (h_2). Diese Hülle liegt zwischen der äußeren Cuticula und dem Embryo, welch letzterem sie näher anliegt; sie ist ebenso strukturlos, bedeutend dünner als die erste und ebenso durch Wasserblau färbbar.

Nach den Beobachtungen von ULJANIN und Miss CLAYPOLE wird diese zweite embryonale Cuticula, gleich der ersten, durch die gesamte Oberfläche des Embryos abgeschieden. Auf Stadien, welche dem Zerreißen des Chorions vorangehen und wo sich die erste Hülle bereits abgelöst hat (Fig. 20, 21, 22), habe ich in den Oberflächenschichten der Ectodermzellen keinen solchen mit Wasserblau färbbaren Saum beobachten können, wie er vor der Loslösung der ersten Cuticula zu sehen war (Fig. 18, 19 ah_1). Indessen trug vielleicht auch die nicht besonders gelungene Fixierung aller Elemente auf diesen Stadien die Schuld hieran.

Mit dem Abwerfen des Chorion erreicht die zweite Periode in der Entwicklung ihr Ende. Ihre Dauer übertrifft diejenige der ersten Periode um ein Bedeutendes und beträgt etwa 4 Tage (wie dies auch Lemoine für *Anurophorus laricis* festgestellt hat). Das erste Stadium der dritten Entwicklungsperiode habe ich 5 Tage nach der Eiablage beobachtet.

Die Angaben über alle diese Vorgänge in den Arbeiten früherer Autoren sind sehr unvollständig und häufig unklar. Uljanin beschreibt ganz richtig die Bildung der circularen Hüllen, die Falten an der Oberfläche des Embryos, welche der Loslösung der ersten Hülle vorangehen, das Zerreißen des Chorions und die darauffolgende Vergrößerung der Dimensionen des Eies. Allein seiner Ansicht nach wird die erste Keimhülle noch vor der Anlage des Dorsalorgans abgeschieden. welches in Gestalt eines eine Vertiefung des Blastoderms umgebenden Wulstes entsteht, unter dem auch das untere Keimblatt gebildet wird. Uljanins Zeichnung (Taf. V, Fig. 7), welche diese Beschreibung erläutert, stellt das gleiche Bild dar, wie unsre Fig. 20, wobei die Vertiefung des Blastoderms nichts andres darstellt, als unsre meridionale Hülle, während das schon lange vorher gebildete Dorsalorgan auf dieser Zeichnung überhaupt nicht vorhanden sein kann, da es nur auf näher zur Mitte des Eies geführten Schnitten (wie auf unsrer Fig. 21) zu sehen ist. Eine Vergleichung dieser Zeichnung aus der Uljaninschen Arbeit mit unsrer Fig. 20 ist auch in andrer Hinsicht von Interesse: man wird sich auf Grund derselben unzweifelhaft davon überzeugen können, daß Uljanin die Genitalanlage für die seiner Beschreibung nach inmitten des Dotters liegende Anlage des Mitteldarmes gehalten hat.

Auch Lemoine hat das Dorsalorgan und beide cuticularen Hüllen beschrieben, allein seine Beschreibung ist fast durchwegs unrichtig: so ist die erste Keimhülle (»membrane amniotique«) nach Lemoine ein zelliges Gebilde und entspricht dem Amnion und der Serosa der Insekten; mit dem Dorsalorgan ist sie vermittels eines besonderen

Apparates, der »ampoule amniotique« verbunden, welche durch Ausstülpung von Elementen des Hypoblasts gebildet wird usw. Die meridionale Hülle hält er für den Blastoporus, auf dessen Grunde die Differenzierung des unteren Keimblattes vor sich geht.

Unter den späteren Arbeiten sind die Angaben von Wheeler, Uzel und Prowazek nur sehr kurz und geben wenig wesentlich Neues, doch haben die beiden ersteren Autoren erstmals die kompakte Anlage des Dorsalorganes beschrieben. Miss Claypole hat alle diese Vorgänge am ausführlichsten besprochen. Die Anlage des Dorsalorgans und sein Bau wird in ihrer Arbeit im allgemeinen ganz übereinstimmend mit meinen Befunden beschrieben, doch spricht sie kein Wort von den Paracyten. Ebenso wird auch die tiefe meridionale Furche, die Verlagerung des Dorsalorgans und seine Rückausstülpung auf die Oberfläche mit keinem Worte erwähnt, ebenso wie Miss Claypole auch nicht bei dem Prozesse des Zerreißens des Chorions verweilt. Anderseits wird nach ihrer Beschreibung noch vor der Bildung jener beiden cuticularen Hüllen, welche auch von mir und den vorhergehenden Autoren beschrieben worden sind ("first and second crenated membrane" nach Miss Claypoles Terminologie) durch die Oberfläche des Embryos noch eine Hülle abgeschieden, und zwar die "preparatory membrane". Das Vorhandensein dieser letzteren bei *Anurida* wird übrigens durch Folsom nicht bestätigt.

Alle früheren Autoren haben diese cuticularen Hüllen als blastodermale Hüllen bezeichnet, welcher Ausdruck auch von Miss Claypole verwendet wird, obgleich sie die oberflächlichen Zellen des Embryos auf diesen Stadien ganz richtig als das Ectoderm ansieht. In diesem Falle ist eine solche Bezeichnung natürlich nicht anwendbar, weshalb ich auch keinen Gebrauch davon gemacht habe, obgleich anderseits kein Zweifel darüber bestehen kann, daß diese embryonalen Cuticulae bei den Collembola durchaus den blastodermalen Hüllen vieler Arthropoden entsprechen, bei denen ein großer Teil des Eies von dem Blastoderm bedeckt ist, während die Keimblätter nur an einem genau festgestellten Teil des Eies entwickelt sind. — Auf die Bedeutung dieser Keimhüllen werden wir noch am Schlusse unsrer Arbeit zurückkommen.

V. Die dritte Periode der Entwicklung. — Anlage und Differenzierung des Keimstreifens, Umrollung des Embryos.

(Tafeln XI, XII, XIII.)

Die dritte Periode in der Entwicklung beginnt sofort nach dem Abwerfen des Chorions mit der Anlage und Differenzierung des Keimstreifens; um diese Zeit werden alle Extremitäten angelegt und es geht die Umrollung des Embryos vor sich, welcher seine ursprüngliche dorsale Krümmung in eine ventrale abändert. — Die Dauer dieser Periode, welche schon recht schwer von der letzten abzugrenzen ist, ist mehr oder weniger übereinstimmend mit der Dauer der zweiten Periode der Entwicklung, d. h. sie beträgt ungefähr 4 Tage.

Indem ich durchaus mit der Bemerkung von CARRIÈRE (1897) übereinstimme: »die Zahl und die Leichtigkeit oder Schärfe der Abgrenzung von Entwicklungsstadien bei Embryonen steht bekanntlich im umgekehrten Verhältnis zur Menge des verfügbaren Materials« (S. 299), halte ich es doch für bequemer, sowohl diese Entwicklungsperiode wie auch die vierte in eine Reihe von Stadien zu zerlegen und nach diesen die Beschreibung weiter zu führen. Obgleich dank der großen Menge des zu meiner Verfügung stehenden Materials fast zwischen allen diesen Stadien Übergänge vorhanden sind, so wird die Sache durch eine solche Behandlungsweise doch bedeutend vereinfacht, da die Embryonen um diese Zeit schon einen weit komplizierteren Bau besitzen. — Die Stadien bezeichne ich durch einzelne Buchstaben, während ihre äußere Gestalt in den Fig. 23 (Taf. XI) und Fig. 27—36 (Taf. XII) wiedergegeben ist.

Stadium A. Das Aussehen des jüngsten, mir zur Verfügung stehenden Stadiums dieser Periode ist auf der Fig. 23 dargestellt.

Hier fällt uns vor allem der Umstand in die Augen, daß um das Ei herum schon der Keimstreifen angelegt ist, welcher sich mit seinem vorderen und seinem hinteren Ende an das Dorsalorgan (*DO*) anschließt. An diesem Keimstreifen sind die dicht unter dem Dorsalorgan liegenden Kopflappen (*Kl*) und die vier ersten Segmente (*segm*) differenziert, während seine hintere Hälfte noch das Aussehen eines nicht segmentierten Stranges besitzt, welcher ebenfalls bis an das Dorsalorgan heranreicht. Diese ersten Segmente repräsentieren die Segmente der Mundwerkzeuge und das erste Brustsegment, was durch Vergleichung dieses Stadiums mit dem darauffolgenden festgestellt werden kann.

Allein nicht die gesamte Oberfläche des Eies ist von dem Keimstreifen bedeckt: schon auf Totalpräparaten solcher Embryonen, deren einer in unsrer Fig. 23 abgebildet ist, kann man deutlich sehen, daß der Keimstreifen die ganze Ventralfläche des Embryos umfaßt und an dessen vorderer und hinterer Seite näher zum Dorsalorgan eine Erweiterung bildet (für die Kopflappen und das Schwanzende), während die lateralen Seiten des Eies frei von ihm sind und aus diesem Grunde heller erscheinen. Eine völlig deutliche Vorstellung von allen diesen Verhältnissen erhalten wir übrigens erst durch Querschnitte durch den Embryo, etwa wie sie auf den Fig. 24 und 25 abgebildet sind.

Auf der Fig. 25 ist ein Schnitt dargestellt, welcher das Dorsalorgan und die Genitalanlage (*g*) getroffen hat und den Keimstreifen auf der Ventralseite des Eies durchschneidet, wo derselbe noch nicht segmentiert ist. Hier ist ein scharfer Unterschied zwischen den Zellen des Keimstreifens und denjenigen der lateralen Seiten des Eies oberhalb desselben zu bemerken. — Im Bereiche des ersteren sehen wir zwei Schichten cylindrischer, durch scharf ausgesprochene Grenzen voneinander getrennter Zellen: die äußere Schicht ist das Ectoderm (*ect*), die innere stellt das untere Blatt (*ub*) dar. Auf den lateralen Seiten des Embryos dagegen, zwischen dem Keimstreifen und dem Dorsalorgan, sind im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien der zweiten Entwicklungsperiode, gar keine Elemente des unteren Blattes mehr zu sehen; Ectoderm ist hier vorhanden, aber es besteht nicht aus cylindrischen, sondern aus flachen Zellen (*he*), deren es verhältnismäßig viel weniger sind, als im Bereiche des Keimstreifens.

Die Fig. 24 stellt einen Schnitt durch den vorderen Teil des Embryos dar: das Dorsalorgan ist hier nicht mehr vorhanden, und im oberen Teil des Schnittes (*Kl*) treffen wir keine flachen ectodermalen Zellen, sondern wiederum hohe cylindrische an und unter denselben eine Schicht ebensolcher Elemente des unteren Blattes: es ist dies ein Teil der auf den Schnitt geratenen Kopflappen. Auf dem unteren Teile unsrer Zeichnung sehen wir die gleichen beiden Schichten, aber mit einer Einschnürung in der Mitte und in Gestalt zweier Vorsprünge zu beiden Seiten derselben (*segm*), da dieser Schnitt eines der Segmente des Keimstreifens getroffen hat. Die seitlichen Erweiterungen eines solchen Segmentes ergeben auf den darauffolgenden Stadien Fortsätze für die in der Bildung begriffenen Extremitäten. Der kleine Zwischenraum zwischen den Kopflappen und dem ventralen Teil des Keimstreifens ist auch auf diesem Schnitte mit ebensolchen ectodermalen Zellen ohne Unterlage von Elementen des unteren Blattes bedeckt, wie die lateralen Seiten des Embryos auf Fig. 25.

Auf Querschnitten durch das allerhinterste Ende des Embryos werden wir diese flachen ectodermalen Zellen, wie dies bei Betrachtung seiner äußeren Gestalt (Fig. 23) leicht ersichtlich ist, gar nicht mehr antreffen, indem hier das ganze Ei von den zwei Schichten des Keimstreifens umgeben ist.

Mit einem Worte, auf diesem Stadium beginnt sich ein schroffer

Gegensatz zwischen dem Keimstreifen, welcher die ganze vordere, hintere und ventrale Seite des mittleren Teiles des Eies einnimmt und dessen lateralen Seiten bemerkbar zu machen: ersterer besteht nach wie vor aus den beiden Keimschichten, während die lateralen Seiten nur mit flachen ectodermalen Zellen bedeckt sind, welche auf durch die Mitte des Eies geführten Schnitten demnach dessen gesamte obere Hemisphäre bedecken (Fig. 25). — In meinen ferneren Darlegungen werde ich mich für diese Zellen des Ausdruckes »Hüllenectoderm« bedienen, mit welchem Hirschler (1909b) bei *Donacia* die Anlage der Serosa, im Gegensatz zum Keimectoderm für den Keimstreifen und das Amnion, bezeichnet, indem, wie wir gleich sehen werden, diese flachen Zellen des Ectoderms durchaus der Serosa der Insekten entsprechen. Ich möchte hier noch bemerken, daß dieser Ausdruck für die Collembola vollständig angebracht ist, da ihr Hüllenectoderm in Wirklichkeit Ectoderm ist, in bezug auf die *Pterygota* hingegen in Hüllenblastoderm umgeändert werden muß, weil Hirschler, als er diesen Namen verwendete, unter dem Ectoderm das Blastoderm verstand, indem er sich der Auffassung von Heymons von der entodermalen Natur der Dotterzellen anschloß; letztere Auffassung, auf welche wir weiter unten noch ausführlicher zurückkommen werden, läßt sich indessen gegenwärtig wohl kaum mehr aufrecht erhalten.

Die oben beschriebenen Verhältnisse gestatten es auch uns eine Vorstellung davon zu machen, wie der Keimstreifen angelegt wird. Augenscheinlich entsteht er durch eine größere Ansammlung von Zellen des Ectoderms wie auch des unteren Blattes in jenem ziemlich beträchtlichen Teile der Eioberfläche, welche von ihm bedeckt ist: diese größere Ansammlung von Zellen im Bereiche des Keimstreifens kommt dadurch zustande, daß ein Teil der Ectodermzellen und alle Zellen des unteren Blattes von den lateralen Seiten des Embryos entweder nach der Ventralseite oder nach dem Vorder- und Hinterende auswandern, was zur Folge hat, daß diese lateralen Seiten nur noch von einer dünnen Schicht flacher Ectodermalzellen — dem sogenannten Hüllenectoderm — bedeckt erscheinen.

Diese Auswanderung der Zellen des unteren Blattes (des »Mesoderms«) bei der Bildung des Keimstreifens erwähnt auch Miss Claypole in ihrer Arbeit. — Auf ganz analoge Weise entsteht der Keimstreifen nach Uzel auch bei *Campodea*, wo ebenfalls, wie dieser Autor sich ausdrückt, eine Zusammenziehung des Blastoderms nach einer Hemisphäre des Eies stattfindet; hier entsteht denn auch die Anlage des

Keimstreifens, welcher in Bälde zwei Drittel der Eioberfläche einnimmt. Eine ähnliche Zusammenziehung der Elemente, wenn auch nicht der Keimblätter, sondern des Blastoderms, findet auch bei der Bildung des Keimstreifens bei einigen Pterygota statt, wie dies unter anderm von KNOWER (1900) für *Eutermes* angegeben wird; in andern Fällen hat der Keimstreifen der höheren Insekten indessen eine andre Entstehung, und zwar durch Verschmelzung besondrer Bildungscentren miteinander, was für die Orthoptera charakteristisch zu sein scheint [CHOLODKOWSKY (1891), WHEELER (1893), HEYMONS (1895)].

Vergleichen wir das von uns beschriebene Stadium A mit dem letzten Stadium der zweiten Periode, so ist der Unterschied zwischen ihnen ein recht beträchtlicher. Abgesehen davon, daß die gesamte Oberfläche schon ganz eben geworden ist, so daß von den früheren Falten und Furchen nichts mehr übrig bleibt, und daß durch Zusammenziehung der Zellen der Keimstreifen entstanden ist, finden wir auf dem letzteren außer den Kopflappen auch schon vier Segmente. Augenscheinlich besteht hier eine Lücke, und vor unserm Stadium A besteht in Wirklichkeit noch ein Stadium, welches in meinem Material nicht vertreten ist. In den Arbeiten von UZEL und PROWAZEK finden sich ganz bestimmte Hinweise darauf, daß bei den von ihnen untersuchten Embryonen ein Stadium mit angelegten Kopflappen und Mandibelsegment vorhanden war, wobei der übrige Keimstreifen noch keine Segmentierung aufwies. Dieses Stadium bildet denn auch offenbar das fehlende Bindeglied zwischen dem Stadium A und dem Ende der zweiten Entwicklungsperiode.

Da der Charakter des Dorsalorgans sich während des Verlaufs der ganzen dritten Periode der Entwicklung nicht verändert, so können wir dasselbe gleich hier bei dem Stadium A beschreiben. Während der zweiten Periode der Entwicklung war die Oberfläche dieses Organs, wie wir bereits mitgeteilt haben, völlig glatt und bildete eine direkte Fortsetzung der Oberfläche des Ectoderms; nunmehr erblicken wir aber ein ganz andres Bild (Fig. 26). Der Charakter seiner Zellen bleibt der frühere (ein vacuolisierter innerer und ein fibrillärer äußerer Teil), allein nach dem Zerreißen des Chorions ragen die äußeren Enden dieser Zellen über die Oberfläche des Hüllenectoderms hervor und gehen gleichsam in ein Bündel feiner Fäden über, welches hierauf eine pilzförmige Gestalt annehmend breiter wird und mit einer der cuticularen Hüllen des Embryos in Verbindung tritt. Es kann als allgemeine Regel angesehen werden, daß eine solche Verbindung zwischen dem Dorsalorgan und der zweiten embryonalen Hülle (h_2) stattfindet, wie dies auf Fig. 23 und 25 zu sehen ist. Allein bisweilen traf ich Embryonen an, bei denen eine solche pilzförmige, über die Oberfläche des Ectoderms hervorragende Verlängerung der Zellen des Dorsalorgans bis zu der äußeren embryonalen Hülle (h_1) reichte und sich dicht an deren innerer Oberfläche befestigte, indem sie auf diese Weise den ganzen Embryo mit dieser Hülle verband (Fig. 26). Eine solche Erscheinung wurde übrigens bedeutend seltener beobachtet.

Fügen wir hier noch hinzu, daß sowohl die Fibrillen an den äußeren Enden der Zellen des Dorsalorgans, als auch besonders dieser pilzförmige äußere Fortsatz desselben sich mit Wasserblau intensiv färben ließen, so wird man diese ganze Erscheinung ebenfalls als ein Ergebnis jener secretorischen oder excretorischen Tätigkeit des Dorsalorgans ansehen können, von der schon oben die Rede war. Die in seinen Zellen hervorgebrachte Substanz tritt nach außen, und zwar in Gestalt eines Bündels von höchstwahrscheinlich klebrigen Fäden, welche gleichsam eine Fortsetzung der Zellen des Dorsalorgans darstellen, und befestigt sich an der inneren, bei sehr intensiver Ausscheidung dagegen an der äußeren Hülle des Embryos.

Es dürfte meines Erachtens recht schwer halten, diesen Bildern eine andre Deutung zu geben.

Stadium B. Auf diesem Stadium umgibt der Keimstreifen das ganze Ei, wie dies auch auf dem Stadium A der Fall war, und ist demnach noch durchaus convex. Allein es sind dennoch, wie dies schon bei der äußerlichen Betrachtung der Embryonen dieses Stadiums (Fig. 27) zu sehen ist, gewisse Veränderungen in denselben vor sich gegangen. — Neben dem unteren Rande der Kopflappen (*Kl*) finden sich die Anlagen der Antennen (*ant*), die auf dem vorhergehenden Stadium noch nicht vorhanden waren und hier, wie bei den übrigen Insekten, durch Abtrennung von dem unteren oder hinteren Rande dieser Lappen gebildet werden. Segmente sind auf dem Keimstreifen in größerer Anzahl zu sehen und dieselben sind dank dem Umstande viel schärfer ausgesprochen, daß an ihnen die Extremitäten hervorzuwachsen beginnen. Für gewöhnlich besitzen die Embryonen auf diesem Stadium hinter den Antennen bereits sechs wohl ausgebildete Segmente, von denen ein jedes mit Extremitätenanlagen in Gestalt zweier seitlicher Fortsätze versehen ist, welche auf solchen Totalpräparaten scharf hervortreten, wie sie der Fig. 27 als Modell gedient haben. Augenscheinlich stellen diese Fortsätze auf unsrer Zeichnung die Mandibeln (*md*), das erste und das zweite Maxillenpaar (mx_1 und mx_2), sowie die drei Paare von Thoracalfüßen dar (th_1—th_3). An

Embryonen, welche dem Anfang dieses Stadiums angehören, sieht man für gewöhnlich nur fünf Segmente, indem das letzte Thoracalsegment noch mit der nicht segmentierten hinteren Hälfte des Keimstreifens verschmolzen ist: ein Sagittalschnitt durch einen derartigen Embryo ist auf Fig. 38 dargestellt. Im Dotter liegt in der Nähe von diesem nicht segmentierten Teil des Embryos nach wie vor die Genitalanlage (*g*); die Oberfläche des Eies ist da, wo sie nicht von dem Keimstreifen eingenommen ist, wie früher auf dem Stadium A mit flachen ectodermalen Zellen bedeckt, welche wir das Hüllenectoderm genannt haben (Fig. 39 *he*).

Elemente des unteren Blattes (*ub*) sind, wie auch früher, überall unter dem Ectoderm (*ect*) des Keimstreifens enthalten (Fig. 38), allein dieses Blatt bleibt nicht überall einschichtig, wie dies auf dem Stadium A und während der zweiten Periode der Entwicklung der Fall war, sondern es läßt in den bereits gebildeten Segmenten die Somiten entstehen. Auf einem Querschnitt durch den Embryo, welcher durch eines seiner Segmente geführt ist (Fig. 39), sehen wir, daß im mittleren Teile des Keimstreifens das untere Blatt wie vorher einschichtig ist, während sich seine Zellen in den lateralen Teilen desselben, aus denen die Extremitäten hervorwachsen, in zwei Schichten anordnen, wobei sie geschlossene Bläschen, d. h. die Somiten bilden (*so*). — In einem jeden der Segmente befindet sich demnach auf diesem Stadium je ein Paar oberhalb der aus dem Segmente hervorwachsenden Extremitäten liegender Somiten, wobei zwischen den Somiten eines Segmentes, dieselben miteinander verbindend, eine Schicht von Zellen des unteren Blattes verläuft (*isb*). Dieses einschichtige Brückchen zwischen den Ursegmenten, welches auch bei den Embryonen der Pterygota vorhanden ist, spielt in der weiteren Entwicklung eine beachtenswerte Rolle, indem es eine der Anlagen des Mitteldarmes darstellt.

Die Bildung der Somiten erfolgt bei *Isotoma cinerea* nach dem gleichen Typus wie bei vielen Orthopteren [Heymons (1895)], bei *Scolopendra* [Heymons (1901)] und bei einigen andern Arthropoden, wenn ein solches Ursegment durch stellenweise Verwandlung eines einschichtigen Plättchens des unteren Blattes (oder Mesoderms der Autoren) in ein zweischichtiges Plättchen entsteht, einerlei auf welche Weise diese Zweischichtigkeit erzielt wird (durch Teilung der Zellen und Auseinandertreten der Teilungsprodukte oder durch Einkrümmen der Ränder — was in den meisten Fällen nur sehr schwer genau festzustellen ist). Diese Art und Weise der Entstehung der Somiten noch vor dem Hereinwachsen der Elemente des unteren Blattes in die Extremitäten scheint mir primitiver zu sein als die von HEYMONS (1891) und CHOLODKOVSKY (1891) bei den Blattidae beschriebenen Verhältnisse, wo der in die Extremität hereingezogene Somit an der dem Dotter zugewendeten Seite noch offen ist. Letztere Bildungsweise entstand wahrscheinlich als eine Modifikation der ersteren und zwar infolge früheren Hervorwachsens der Extremitäten oder späterer Anlage der Somiten. Es mag hier auf die interessante Tatsache hingewiesen werden, daß die Somiten bei *Lepisma* nach HEYMONS in der gleichen Weise wie bei den Blattidae angelegt werden.

Das Stadium C ist vor allem dadurch charakterisiert, daß der wie zuvor das Ei umfassende Keimstreifen sich von der Ventralseite her abplattet, was den Beginn seiner Invagination darstellt, sowie durch den Beginn der Umrollung des Embryos. Diese Abplattung des Embryos erstreckt sich von dem Segmente der ersten Maxillen bis zu dem dritten Thoracalsegment (Fig. 28). — Auf dieser einen ganzen Embryo darstellenden Zeichnung sehen wir, daß die Antennen und Extremitäten beträchtlich an Größe zugenommen haben; letzteres ist namentlich dann zu sehen, wenn man den Embryo nicht von der Seite, sondern von der Ventralfläche betrachtet, wobei man denselben vorsichtig unter dem Deckgläschen hin und her dreht (Fig. 29). Als Neubildungen treten hier auf: erstens die Differenzierung des ersten Abdominalsegmentes (Abd_1) hinter dem letzten Beinpaare, hinter dem sich bis zu dem Dorsalorgan (*DO*) der noch nicht segmentierte Keimstreifen hinzieht und zweitens die Oberlippe (*lbr*). — Letztere entsteht, wie auf diesen beiden Figuren zu sehen ist, gleich ihrer gewöhnlichen Anlage bei den Insekten, in Gestalt eines unpaaren Fortsatzes zwischen beiden Kopflappen (*Kl*) an deren unteren oder hinteren Grenze. Auf Sagittalschnitten (Fig. 40) ist deutlich zu sehen, daß gleich nach dem Ectoderm auch Elemente des unteren Blattes an der Bildung des Labrum beteiligt sind, welche nicht an der Bildung der Somiten teilgenommen haben. — Es mag hier bemerkt werden, daß es richtiger wäre, auf diesem Stadium noch nicht von einer Oberlippe, sondern vielmehr von einer gemeinsamen Clypeo-Labrumanlage zu sprechen, wie dies HOFFMANN in seiner vorläufigen Mitteilung auch tat, indem der Clypeus sich erst später von der Oberlippe abtrennt. Da ich indessen in meiner Arbeit nicht besonders ausführlich bei der Entwicklung der äußeren Körpergestalt verweile, will ich hier keinen Unterschied zwischen der Clypeo-Labrumanlage, wie sie von HOFFMANN genannt wird, und dem Labrum schlechtweg machen.

Die Fig. 29, welche den größten Teil des Keimstreifens von der

Ventralseite (gleichsam en face) darstellt, ist noch in einer anderen Beziehung von Interesse. Aus derselben ist erstens zu ersehen, daß die Antennen auf diesem Stadium mehr lateral als alle übrigen Extremitäten und etwas unterhalb der Oberlippe, d. h. postoral liegen. Letzteres ist die Regel bei den Pterygota und ist für die Collembola schon von Folsom und Hoffmann beschrieben worden. Noch mehr Interesse verdient indessen das aus dieser Figur deutlich hervorgehende gänzliche Fehlen irgendwelcher zwischen den Antennen und den Mandibeln liegender Extremitäten bei unserer *Isotoma*, d. h. das Fehlen von Rudimenten des Intercalarsegmentes. Dieselben sind auch auf dem darauffolgenden Stadium D nicht zu sehen; überhaupt habe ich mich, bei aller Aufmerksamkeit, welche ich diesem Gegenstande zuwandte, davon überzeugen können, daß diese Gebilde auf keinem einzigen Stadium in der Entwicklung von *Isotoma cinerea* auftreten. Und doch haben alle Autoren, welche die Entwicklung von *Anurida maritima* untersuchten, angefangen von Wheeler, das Vorhandensein von Anhängen des Intercalarsegmentes bei dieser Form signalisiert; solche Anhänge wurden auch bei *Tomocerus vulgaris* durch Hoffmann aufgefunden und finden sich vielleicht auch bei *Sminthurus fuscus* (? Lemoine — paarige Anlage der Oberlippe). Indessen hat Prowazek bei der von ihm untersuchten *Isotoma*-Art keine derartigen Anhänge gefunden. In Anbetracht des rudimentären Charakters dieser Gebilde ist es übrigens durchaus verständlich, daß dieselben selbst bei einander ziemlich nahestehenden Formen bald vorhanden sein, bald fehlen können. Es muß hier bemerkt werden, daß Anhänge des Intercalarsegmentes bei *Campodea* vorhanden sind (Uzel), bei *Lepisma* dagegen fehlen (Heymons); ebenso verhält sich die Sache auch bei den Chilopoda: bei *Geophilus* sind diese Anhänge anscheinend vorhanden [Zograf (1883) — Uzel], während sie bei *Scolopendra* fehlen [Heymons (1901)].

Gleichzeitig mit der Anlage der Oberlippe wird auch das Stomodäum angelegt, welches bis jetzt bei dem Embryo noch nicht vorhanden war. Dasselbe ist auf Sagittalschnitten (Fig. 40 *std*) besonders gut zu sehen, wobei wir bemerken, daß die für dieses Organ bestimmte ectodermale Invagination dicht unter der Oberlippe (*lbr*) liegt und die Oberfläche des Dotters nicht erreicht; auf diesem Stadium befindet sich zwischen dem Boden des Stomodäum und dem Dotter noch eine Schicht von Elementen des unteren Blattes (*ub*), welche sodann in eine Anhäufung von Zellen dieses selben Blattes im Innern des Labrum übergeht. — In dieser Anlage des Vorderdarmes ist im Vergleich mit andern Insekten nichts besonderes zu bemerken.

Auf solchen Sagittalschnitten, wie auch auf Querschnitten (Fig. 41), kann man deutlich sehen, daß die Somiten (*so*) schon in die beträchtlich herangewachsenen Extremitäten hineinreichen. Nach dem Dotter zu sind die Ursegmente verschlossen und in jedem Segmente durch ein einschichtiges Brückchen des unteren Blattes (*isb*) miteinander verbunden. Auch in den Antennen kann man auf diesem Stadium die in dieselben sich erstreckenden Somiten des Antennalsegmentes auf das Deutlichste erkennen; in dem Intercalarsegment habe ich Rudimente der Somiten erst auf einem beträchtlich späteren Stadium (E) angetroffen.

Die Somiten erstrecken sich demnach, wie dies bei den Orthoptera und Odonata [bei letzteren — Heymons (1896a)] sowie bei *Lepisma* der Fall ist, auch bei unsrer *Isotoma* und, wie dies aus den Zeichnungen von Folsom hervorgeht, auch bei *Anurida* und wahrscheinlich wohl bei allen Collembolen, bis in die Extremitäten hinein. Auf den primitiven Charakter dieser Erscheinung, wie auf ihre Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Myriopoden und *Peripatus* ist schon mehrfach hingewiesen worden.

Endlich wird auf dem Stadium C auch das Nervensystem angelegt. Auf Querschnitten durch den Keimstreifen (Fig. 41) kann man im Ectoderm zwischen den hervorwachsenden Extremitäten deutlich große Zellen (*nbl*) unterscheiden, welche ziemlich scharf vor den ihnen benachbarten gewöhnlichen ectodermalen Elementen hervortreten. Da auf dem nächstfolgenden Stadium an der Stelle dieser großen Zellen die bereits mehrschichtige Anlage des Nervensystems auftritt (Fig. 42 bis 46 *n*), so wird man diese Zellen, wie mir scheint, für die bei der Entwicklung der höheren Insekten so charakteristischen Neuroblasten ansehen können.

Weder auf diesem, noch auf dem folgenden Stadium habe ich auf Querschnitten eine Neuralrinne beobachtet, so daß man hier auch nicht von Primitivwülsten sprechen kann, obgleich alle diese Gebilde überaus charakteristisch für die Embryonen der Arthropoden sind. Auf der die äußere Gestalt des Embryos des darauffolgenden Stadiums (D) en face darstellenden Fig. 31 ist wohl eine hellere Linie zwischen den Extremitäten zu bemerken, allein Querschnitte durch Embryonen dieses Stadiums (Fig. 46) überzeugen uns davon, daß das Nervensystem (*n*) hier ziemlich stark entwickelt ist, und daß die Herkunft dieser hellen Linie sich nur dadurch erklären läßt, daß wir es einfach mit einem helleren Zwischenraum zwischen der rechten und linken Hälfte des Nervensystems zu tun haben, welche sich getrennt haben.

Ich muß hier übrigens bemerken, daß das Nervensystem bei den mir zu Gebote stehenden Embryonen für gewöhnlich recht ungenügend fixiert wurde, schlechter als alle anderen Organe, was sich namentlich auf jüngeren Stadien deutlich bemerkbar machte. Aus diesem Grunde gelang es mir auch nur weniges aus seiner Entwicklung festzustellen und wage ich es deshalb nicht besonders fest auf der Abwesenheit einer Neuralrinne zu bestehen, indem ich zugebe, daß dieselbe die Folge schlechter Konservierung darstellen konnte. Über das Vorhandensein der Neuroblasten dagegen kann wohl kaum ein Zweifel bestehen.

Es sei daran erinnert, daß schon HEYMONS Neuroblasten bei *Lepisma saccharina* gefunden hat, und daß bei dieser Form auch Primitivwülste mit einer dazwischen liegenden Furche deutlich zu sehen waren. Miss CLAYPOLE erwähnt bei ihrer flüchtigen Besprechung der Entwicklung des Nervensystems bei *Anurida*, daß "the brain and ventral cord both arise in the same way as that described by WHEELER for *Xiphidium*, — by the proliferation from single ectoderm cells until row of nerve cells arise" (p. 279). — Augenscheinlich wird man die Entwicklung des Nervensystems mit Hilfe von Neuroblasten als allgemein gültige Regel für alle Insekten, sowohl die Pterygota, wie auch die Apterygota, ansehen können.

Stadium D. Auf diesem Stadium beginnt die Invagination des mittleren Teiles des Keimstreifens in den Dotter und die sogenannte Umrollung des ganzen Embryos, welcher dabei statt seiner früheren dorsalen Krümmung eine ventrale annimmt. Wie dies an dem ganzen Embryo (Fig. 30), sowie auf Sagittalschnitten (Fig. 42) deutlich zu sehen ist, erleidet gerade derjenige Teil des Keimstreifens eine Invagination, welcher auf dem vorhergehenden Stadium eine mehr abgeplattete Gestalt annahm, d. h. der Teil von dem ersten maxillaren bis zu dem letzten thoracalen Segmente: das Mandibular- und das erste Abdominalsegment verbleiben noch ganz und gar auf der convexen Oberfläche des Eies. Die Umbiegungsstelle des Keimstreifens fällt um diese Zeit, wie dies auf den Zeichnungen zu sehen ist, mit dem ersten Thoracalsegment zusammen. — Im allgemeinen kann man dieses Stadium als das Stadium der unvollkommenen Umrollung des Embryos bezeichnen, da die Invagination des Keimstreifens ihr Maximum erst auf dem nächstfolgenden Stadium (E) erreicht. — Zwischen dem Stadium des abgeplatteten Keimstreifens (C), dem Stadium der unvollkommenen (D) und demjenigen der vollkommenen Umrollung des Embryos (E) liegt nun eine Reihe von Übergängen vor, wie übrigens fast zwischen allen Stadien.

Die ursprünglich dorsale Krümmung des Keimstreifens und der darauf folgende Übergang zu ihrer ventralen Krümmung ist eine gemeinsame Erscheinung für alle Collembola, deren Entwicklung von irgend einem der Autoren beobachtet worden ist. Eine genau ebensolche Umrollung findet nach den Beobachtungen von UZEL auch bei *Campodea* statt, während bei *Lepisma* der Keimstreifen, wahrscheinlich wohl rein sekundär, sofort eine ventrale Krümmung besitzt. Auch bei vielen Pterygota haben wir einen anfänglich dorsal gekrümmten superficiellen Keimstreifen, und der Überrest seiner Umrollung auf die ventrale Seite bildet hier die sogenannte Caudalkrümmung bei einigen Formen (*Forficula*, *Gryllotalpa*, *Donacia* u. a. m.). Eine ebenso vollkommene Umrollung des Embryos wie bei den Collembola findet endlich auch bei den Embryonen der Chilopoda und der Spinnen statt.

Es frägt sich nunmehr, wodurch diese Erscheinung hervorgerufen wird und welche Bedeutung ihr zukommt? — Wir haben schon weiter oben erwähnt, daß MONTGOMERY (1909) kürzlich den Versuch gemacht hat, die Umrollung bei den Spinnen auf rein mechanischem Wege zu erklären, und zwar durch die Verlängerung der Beine und den von diesen auf die Seitenwandungen des Embryos ausgeübten Druck. Gegen eine solche rein mechanische Erklärung hat sich KAUTSCH (1909) ausgesprochen und später hat dieser Autor auch das Unrichtige von MONTGOMERY's Gesichtspunkt durch Versuche mit dem Entfernen des Dotters nachgewiesen (1910b). Ich kann mich vollständig der Ansicht von KAUTSCH anschließen und halte dafür, daß dieser ganze Prozeß sich nur durch die rein aktive Tätigkeit des Embryos selbst erklären läßt. Dotter ist namentlich in den Eiern der Collembola nicht besonders viel enthalten und die Beine der Embryonen des Stadiums D (vgl. Fig. 30, 31, 46) sind noch garnicht so groß, und doch hat die Umrollung bereits begonnen und etwa ihre Hälfte erreicht. Was nun die Bedeutung dieser Erscheinung betrifft, so erklärt WHEELER (1893) die Krümmung des Embryos (»blastokinesis«) dadurch, daß letzterer gezwungen sei, frische Portionen Dotters aufzusuchen, während HEYMONS (1896a) diesen Übergang der dorsalen Krümmung in die ventrale mit der Bildung des Rückens in Zusammenhang bringt. Es erscheint sehr wahrscheinlich, daß sowohl das eine, wie das andre im gegebenen Falle eine gewisse Bedeutung hat.

Der superficielle Keimstreifen der Insekten galt lange Zeit hindurch als sekundäre Erscheinung, als hervorgegangen aus dem invaginierten Keimstreifen, wie bei den Libellulidae, Rhynchota, Diplopoda [WILL (1888), KORSCHELT und HEIDER, 1. Aufl. (1892)].

Eine Zurechtstellung dieser Auffassung verdanken wir **Heymons** durch eine ganze Reihe seiner vorzüglichen Arbeiten (1895, 1896, besonders aber 1901); dieser Autor hat festgestellt, daß der dorsal gekrümmte Keimstreifen ohne Amnion (wie bei den Spinnen, den Chilopoda und den meisten Apterygota) den ursprünglichen primären Fall darstellt und daß aus ihm erst alle andern Krümmungsweisen der Embryonen hervorgegangen sind. In neuerer Zeit wurde die alte Auffassung durch **Willey** (1899) und **Hirschler** (1909b) aufrecht erhalten, und zwar betonten beide Autoren dabei die Übereinstimmung in der ventralen Krümmung bei *Lepisma* und den Diplopoda. Allein die letzten Beobachtungen von R. u. H. **Heymons** (1905) an *Machilis* scheinen mir die Theorie des ersteren vollauf zu bestätigen und nicht nur zu zeigen, wie das Amnion entstanden ist, sondern auch den Nachweis dafür zu liefern, daß die ventrale Krümmung bei *Lepisma* durch Verlust der einst vorhanden gewesenen dorsalen Krümmung hervorgegangen ist, welch letztere bei *Machilis* noch bis zu einem gewissen Grade erhalten geblieben ist. Abgesehen davon spricht die Übereinstimmung aller dieser Verhältnisse bei den Spinnen, den Chilopoda und den Apterygota für den primitiven Charakter des dorsal gekrümmten Keimstreifens mit darauf folgender Umrollung. In Anbetracht alles hier Gesagten schließe ich mich der Ansicht von **Heymons** in betreff der Krümmung der Embryonen bei den Arthropoden völlig an.

Indem wir wieder auf unsre Embryonen des Stadiums D zurückkommen, wollen wir uns zunächst mit ihrem äußeren Bau (Fig. 30, 31) beschäftigen. In dem Dorsalorgan (*DO*), den Kopflappen (*Kl*) und der Oberlippe sind keinerlei irgendwie bemerkbaren Veränderungen vor sich gegangen. Die Antennen (*ant*) und die thoracalen Beine ($th_{1, 2, 3}$) haben beträchtlich an Länge zugenommen und an ihnen ist schon eine, wenn auch noch sehr schwache Gliederung zu bemerken. Die Antennen bestehen auf diesem Stadium aus drei Gliedern von mehr oder weniger gleicher Länge: wie dies schon von **Hoffmann** für *Tomocerus* angegeben wurde, trennt sich das erste — proximale — dieser Glieder etwas früher ab, als die Grenze zwischen dem zweiten und dritten — dem mittleren und dem distalen — Gliede auftritt. Ein jedes thoracale Bein besteht aus zwei scharf abgegrenzten Gliedern, von denen das proximale kürzer ist als das distale.

Von den zukünftigen Mundwerkzeugen haben sich die Mandibeln (Fig. 31 *md*), abgesehen von der Zunahme ihrer Dimensionen, nur wenig verändert; um diese selbe Zeit treten zwischen ihnen die Anlagen der paarigen Teile des Hypopharynx auf, die sogenannten Paraglossae (*prgl*), doch werden wir bei diesen etwas später ausführlicher verweilen. In den Maxillen des ersten und zweiten Paares ist eine wesentlichere Veränderung vor sich gegangen, welche nicht nur ihre Länge, sondern auch ihre ganze Gestalt betrifft, wie dies an der auf der gleichen Fig. 31 abgebildeten ersten und zweiten Maxille (mx_1 und mx_2) zu ersehen ist. Der distale (End-)Teil eines jeden solchen Anhanges erweitert sich merklich und verlängert sich in seitlicher Richtung, so daß die ganze Anlage der Maxille Ähnlichkeit mit der Gestalt eines Stiefels erhält, namentlich wenn man sie nicht von unten, wie sie auf Fig. 31 abgebildet ist, betrachtet, sondern von vorn oder auf einem Querschnitt (Fig. 51, 52). Dieser seitliche Fortsatz (*plp*) oder »Conus«, wie er von HOFFMANN bezeichnet wird, bildet die Anlage des Maxillar- oder Labialpalpus, der übrige Teil dagegen den Maxillenstamm, an dem ein solcher Palpus befestigt ist. — Ich gehe hier nicht weiter auf diese Verhältnisse ein, da wir bereits ausführliche Arbeiten über die Entwicklung der Mundwerkzeuge bei den Collembola besitzen (FOLSOM, HOFFMANN).

Auf dem ersten Abdominalsegmente besitzen die Embryonen des Stadiums D bereits ein Paar von Anhängen (Fig. 30, 31, 42 abd_1), welche sich später in den Tubus ventralis verwandeln: diese Anhänge sind bedeutend kürzer als die Beine und weisen einstweilen keine Gliederung auf. In dieselben erstrecken sich, wie in alle Extremitäten, die Somiten (Fig. 42). — Der bisher ungegliedert gebliebene hintere Teil des Keimstreifens hinter dem ersten Abdominalsegment zerfällt nunmehr, wie dies aus der gleichen Figur zu ersehen ist, in einzelne Segmente. Um diese Zeit kann man hinter den Anlagen des Tubus ventralis für gewöhnlich drei solche Segmente zählen (Abd_2, Abd_3, Abd_4), welche übrigens das zweite, dritte und vierte Abdominalsegment darstellen. Extremitäten sind an ihnen auf diesem Stadium noch nicht vorhanden, allein die Elemente des unteren Blattes beginnen schon sich zu Somiten (*so*) zusammenzulegen. Äußerlich ist die beginnende Segmentierung des Abdomens gewöhnlich weniger deutlich zu sehen und von ihrem Vorhandensein wird man sich am besten an der Hand solcher Sagittalschnitte überzeugen können, wie derjenige, nach welchem die Fig. 42 angefertigt worden ist. Hinter dem in der Bildung begriffenen vierten Abdominalsegment ist ein kleiner Bezirk des Keimstreifens noch nicht in die zwei letzten Segmente differenziert.

Gerade in diesem Endabschnitt des Keimstreifens wird auf dem Stadium D das Proctodäum angelegt, während später die Analöffnung dem letzten (sechsten) Abdominalsegment angehört (dem sogenannten Analsegment der erwachsenen Collembola). Die Invagination des Ectoderms für die Bildung des Enddarmes ist auf Sagittalschnitten (Fig. 43 *prd*) besonders deutlich zu sehen: um diese Zeit reicht sie noch nicht bis an den Dotter heran und zwischen diesem letzteren und dem Boden der Einsenkung befinden sich Elemente des unteren Blattes (*ub*). Mit einem Worte, die Entwicklung des Proctodäum auf dem Stadium D entspricht vollkommen den Verhältnissen, welche wir bei dem Stomodäum auf dem vorhergehenden Stadium (C) gesehen haben. Die erste Anlage des Enddarmes erfolgt also nach dem für alle Insekten üblichen Typus.

Was die Anlage des Vorderdarmes betrifft (Fig. 44 *std*), so haben dessen Dimensionen im Vergleiche mit dem Stadium C beträchtlich an Größe zugenommen, namentlich aber seine Länge, und derselbe reicht nunmehr bis an den Dotter heran, indem er sich mit seinem blinden Ende auf denselben stützt. Zwischen letzterem und dem Dotter sind keine Elemente des unteren Blattes mehr vorhanden, sondern diese umgeben das Stomodäum von vorn, von hinten und von den Seiten. Wie dies aus der Fig. 44 zu ersehen ist, legt sich eine Anhäufung des unteren Blattes innerhalb des Labrum (*lbr*) den Zellen des Vorderdarmes von vorn an, von hinten dagegen eine ebensolche Anhäufung, welche ebenfalls nicht an der Bildung der Somiten teilnimmt. Wie wir weiter unten sehen werden, wird eben auf Kosten dieser letzten Anhäufung die vordere Mitteldarmanlage gebildet.

Auf diesen zwei Zeichnungen sind außer den Elementen des Keimstreifens auch die mehr flachen Elemente des Hüllenectoderms (*he*) abgebildet: wie dies auch auf allen vorhergehenden Stadien der Fall war, bedecken dieselben hier die dorsale und die lateralen Seiten des Embryos. Diese Zellen sind auch auf Totalpräparaten gut zu sehen, so z. B. auf unsrer Fig. 30.

An dem unteren Blatte sind im Vergleich zu dem vorhergehenden Stadium keinerlei besondere Veränderungen vor sich gegangen. Nur nehmen infolge der Verlängerung der Extremitäten auch die sich in dieselben erstreckenden Somiten merklich an Länge zu, was aus unsren Fig. 45 und 46 deutlich zu ersehen ist, von denen die erstere einen Querschnitt durch das Mandibularsegment, die zweite dagegen einen solchen durch eines der Thoracalsegmente darstellt. Die Somiten eines jeden Segmentes bleiben wie früher durch eine Schicht von Zellen des unteren Blattes (*isb*) über dem Nervensystem miteinander in Verbindung. Von der Vermehrung der Zahl der Somiten durch Bildung von neuen in den entstehenden Abdominalsegmenten ist schon oben die Rede gewesen.

Die Entwicklung des Nervensystems hat, wie aus den Fig. 42—46 zu ersehen ist, bedeutende Fortschritte gemacht. Statt einer Schicht von Neuroblasten in dem Ectoderm der Ventralseite zwischen den Extremitäten, wie wir sie auf dem Stadium C gesehen haben, befindet sich hier nunmehr schon eine mehrschichtige Anlage des Nervensystems. Ich habe oben darauf hingewiesen, daß infolge der schlechten Fixierung namentlich des Nervensystems dessen Entwicklung auf diesen Stadien nicht ausführlicher untersucht werden konnte. Allein auf einigen Schnitten war die Anordnung der Zellen in dieser Anlage jener säulen- oder reihenförmigen Anordnung derselben ziemlich ähnlich, wie sie bei der Abtrennung der Ganglienzellen von den Neuroblasten so charakteristisch ist (s. die Fig. 42—46). Man könnte vermuten, daß dieser Prozeß bei den Collembola wie bei allen übrigen Insekten verläuft.

Die Anlage des Nervensystems wird nicht allein mehrschichtig, sondern wir bemerken auch noch eine weitere Differenzierung in derselben. Auf Querschnitten kann man nunmehr schon deutlich bemerken, daß sie aus zwei Längshälften besteht (Fig. 46), was denn auch das Auftreten jener hellen Linie an der Ventralseite der Embryonen, wenn man dieselben en face untersucht (Fig. 31), zur Folge hat, von welcher schon oben die Rede war. Eine deutlichere Einteilung dieser Anlage in einzelne Ganglien ist noch nicht vorhanden, doch beginnen letztere in dem Kopf- und Brustabschnitt schon bemerkbar zu werden, wobei ein jedes von ihnen aus zwei Hälften besteht (Fig. 46), was indessen auf dem nächsten Stadium (E) noch deutlicher wird. Bei der Besprechung eben dieses Stadiums werden wir die Bildung des Gehirns im Bereiche der Kopflappen und unterhalb derselben ausführlich beschreiben, obgleich der Anfang dieses Prozesses sich auch auf das Stadium D bezieht.

Wir haben nunmehr nur noch bei den Paraglossen zu verweilen. Ihre erste Anlage zwischen den Mandibeln tritt gerade auf diesem Stadium auf; zwar ist sie auf Totalpräparaten auch ziemlich deutlich zu sehen (Fig. 31), doch ist es besser hier Querschnitte heranzuziehen. Ein solcher Querschnitt durch das Mandibularsegment ist auf Fig. 45 abgebildet und es ist auf demselben die Anlage dieser Paraglossae (*prgl*) in Gestalt zweier Höckerchen zwischen den Mandibeln (*md*) auf das Deutlichste zu sehen. — Eine ähnliche paarige Anlage der Paraglossae wurde bereits von FOLSOM und von HOFFMANN beschrieben, allein keiner dieser Autoren hat dabei ein außerordentlich wichtiges Detail beachtet: auf demselben Schnitte bemerkt man im Innern der ersten Höckerchen für die Paraglossae eine Anhäufung von Ganglienzellen (*n*), d. h. hier befindet sich die Anlage des Mandibularganglions. Genau dasselbe Bild kann man auch auf Schnitten durch das Mandibularsegment auf dem nächsten Stadium (E) beobachten, wo sich die Anlage dieses Ganglions schon weiter ausgebildet hat; überhaupt geht aus dem Studium der Embryonen der nächstfolgenden Stadien mit unzweifelhafter Deutlichkeit hervor, daß das Mandibularganglion sich eben aus demjenigen Teile der Anlage des Nervensystems entwickelt, welcher innerhalb der Paraglossae liegt. Ein selbständiges Ganglion der Paraglossae, wie es Folsom beschrieben hat, ist hier nicht vorhanden: will man indessen das in denselben gelegene Ganglion als ein solches auffassen, so wird man annehmen müssen, daß das Mandibularsegment eines Ganglions entbehrt, was natürlich nichts andres sein würde, als eine deductio ad absurdum.

Bei Folsom finden wir auf einem Schnitte durch ein späteres, unserm Stadium E oder F entsprechendes Stadium (Fig. 28 seiner Arbeit) die Abbildung eines selbständigen Ganglions des Segmentes der Paraglossae (superlinguae) zwischen dem Mandibularsegment und dem ersten Maxillarsegment, doch muß ich das Vorhandensein eines solchen auf das Entschiedenste in Abrede stellen und bin überhaupt geneigt, die erwähnte Zeichnung in dieser außerordentlich gründlichen Arbeit als einen lapsus calami anzusehen.

Dank der Feststellung der Tatsache, daß das Mandibularganglion im Innern der Paraglossae angelegt wird, kann man die Auffassung als endgültig erwiesen ansehen, wonach diese Paraglossae das in zwei Hälften zerfallene Sternit des Mandibularsegmentes darstellen. Der entgegengesetzte Gesichtspunkt, wonach ein selbständiges Segment der Paraglossae vorhanden wäre, wie er von Hansen (1893) und Folsom verteidigt und auch von Hoffmann zugegeben wird, scheint mir völlig ausgeschlossen zu sein, indem die paarige Anlage dieser Gebilde allein, bei Abwesenheit selbständiger Somiten und Ganglien, nicht im geringsten als beweiskräftig angesehen werden kann. Auch bei den Collembola sind demnach die Teile des Hypopharynx den Extremitäten durchaus nicht homodynam, wie dies für die Pterygota und Chilopoda von Heymons schon längst festgestellt worden ist.

Es sei hier bemerkt, daß die Paraglossae der Collembola durchaus dem ganzen Hypopharynx der Chilopoda entsprechen, welcher, wie dies von Heymons (1901) festgestellt wurde, nur aus dem Sternit des Mandibularsegmentes hervorgeht. Die vollkommene Homologie dieser Gebilde untereinander geht aus der Vergleichung der Fig. 24 und XIX in der oben erwähnten Monographie von HEYMONS mit unsren Fig. 31 und 45 mit besonderer Deutlichkeit hervor. Die Glossa der Collembola, d. h. der unpaare, aus dem Sternit des ersten Maxillarsegmentes später als die Paraglossae hervorgehende Teil ihres Hypopharynx, fehlt dagegen bei den Chilopoda und stellt eine Bildung dar, welche nur den Insekten zukommt, bei denen der Hypopharynx sich gewöhnlich aus den Sterniten des Segmentes der Mandibeln und der ersten Maxillen entwickelt.

Das Stadium E erweist sich, wie schon oben erwähnt worden ist, als das Stadium der völligen Umrollung des Embryos (Fig. 32). Die Versenkung des Keimstreifens in den Dotter erreicht um diese Zeit ihr Maximum, wobei sein thoracaler Abschnitt, wie dies aus unsrer Zeichnung hervorgeht, in dem centralen Teile des Eies liegt, während der vordere und der hintere Teil des Embryos einander parallel angeordnet liegen. Jetzt werden das Mandibularsegment und die Abdominalsegmente nach den Maxillarsegmenten und den Thoracalsegmenten mit fortgezogen, was dazu führt, daß die Analöffnung (*a*) stark nach unten verlagert wird, und daß zwischen dem Hinterende des Keimstreifens und dem Dorsalorgan (*DO*) ein ziemlich großer Zwischenraum entsteht, welcher nur von dem Hüllenectoderm (*he*) bedeckt wird. Auf der convexen Oberfläche des Eies bleiben von Anhängen des Keimes nunmehr nur noch die Antennen (*ant*) und die um diese Zeit zur Bildung gelangten Anlagen der Springgabel (Furca) (abd_4). Die Umbiegungsstelle des Embryos bildet auf diesem Stadium nicht mehr das erste, wie auf dem Stadium D, sondern das zweite Thoracalsegment.

Diese gekrümmte Lage des Embryos bleibt von dem Stadium E angefangen, bis zum Ausschlüpfen des Embryos bestehen, d. h. während der gesamten vierten Periode der Entwicklung (vgl. Fig. 34—36). In Anbetracht dieses Umstandes kann man jetzt keine durchgehenden Serien von Quer- oder Frontalschnitten durch den Embryo mehr erhalten, indem in jeder Serie von Schnitten (ausgenommen natürlich solche von reinen Sagittalschnitten) sowohl erstere, wie auch letztere vorkommen werden. Ist der Kopf und das Abdomen frontal angeschnitten, so erhalten wir aus dem Thoracalabschnitt Querschnitte und umgekehrt, wenn der vordere und der hintere Teil der Embryos quer geschnitten sind, so wird der Thoracalabschnitt durch Frontalschnitte dargestellt sein. — Man wird diesen Umstand bei den ferneren

Darlegungen im Auge behalten müssen: die Ausdrücke »frontal« und »quer« werden sich dabei niemals auf die ganze Serie, sondern stets nur auf einen oder einige bestimmte Schnitte beziehen.

Von den Anhängen des Keimstreifens haben die zukünftigen Mundwerkzeuge — die Mandibeln mit den Paraglossae, die ersten und zweiten Maxillen — denselben Charakter beibehalten, welchen sie auf dem vorhergehenden Stadium aufwiesen. Außerdem tritt über den Mundwerkzeugen, wie dies am besten auf Querschnitten durch den Kopf zu sehen ist, jederseits eine Erhöhung des Ectoderms in Gestalt eines kleinen Wulstes oder einer Falte auf (Fig. 51 *mf*); letztere beginnt an der Befestigungsstelle der Antenne (etwas mehr medianwärts als diese) und verläuft über der Mandibel und dem ersten Maxillenpaar, ohne sich jedoch auf das zweite Maxillarsegment zu erstrecken. Dieser Wulst, oder diese Mundfalte, wie wir diese Bildung von jetzt ab nennen werden, umwächst die Mundwerkzeuge auf den nächsten Stadien von beiden Seiten, indem sie dieselben zu entognathen Organen verwandelt, während sie selbst zu der sogenannten Wange des fertigen Embryos und der erwachsenen Form wird. — Diese Mundfalte ist schon von UZEL (die Entwicklung der Mundwerkzeuge bei *Campodea* ist derjenigen bei den Collembola sehr ähnlich), von Miss CLAYPOLE und besonders ausführlich von FOLSOM beschrieben worden.

Die Gliederung der Antennen (Fig. 32 *ant*) und der Füße ($th_{1,2,3}$) tritt jetzt bei den Embryonen viel schärfer hervor, als auf dem Stadium D; auch ihre Dimensionen haben merklich zugenommen. Die Antennen bestehen meist, wie dies auch früher der Fall war, aus drei Gliedern (vgl. Fig. 32), allein gegen das Ende dieses Stadiums und bei dem Übergang in das nächste kommt auch noch ein viertes Glied hinzu, indem das erste oder proximale dieser drei Glieder eine Zweiteilung erfährt. In dieser Hinsicht kann ich die Angaben von HOFFMANN über die Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Glieder an den Antennen durchaus bestätigen (vgl. die Fig. 2 der vorläufigen Mitteilung dieses Autors). Die zu der vierten Entwicklungsperiode gehörenden Embryonen besitzen schon die volle Zahl von Antennengliedern (4) wie bei den erwachsenen Formen.

Die Zahl der Glieder an den Füßen beträgt auf dem Stadium E vier, seltener (am Anfange dieses Stadiums) sind nur drei Glieder vorhanden. Von diesen vier Gliedern (vgl. Fig. 32) entspricht das erste oder proximale Glied dem proximalen Glied des vorhergehenden Stadiums, welches bei dem Übergang in das Stadium E keine Teilung erfährt; die drei darauffolgenden Glieder dagegen (die zwei mittleren und das distale) werden durch Teilung des distalen Gliedes des Stadiums D gebildet, während dessen nur zwei Glieder an den Füßen vorhanden waren. Die Füße sind demnach auf dem Stadium E noch nicht völlig ausgebildet, da zu den vier Gliedern während der letzten Entwicklungsperiode noch ein fünftes hinzutritt. Wir werden etwas später nochmals auf diese Frage zurückkommen.

Das Abdomen des Embryos ist bei der Beendigung der Umrollung in jene sechs Segmente eingeteilt, welche auch für die erwachsene Form charakteristisch sind, so daß die Segmentierung des Keimstreifens gegen das Ende der dritten Periode vollendet wird. Zu den vier Abdominalsegmenten des Stadiums D treten nunmehr das fünfte und das sechste (Abd_5, Abd_6), welche noch auf der convexen Seite des Eies liegen (Fig. 33). — Das letzte Abdominalsegment ist, wie bei der erwachsenen Form, durch die Anwesenheit der Analöffnung (*a*) und des Proctodäums (*prd*) gekennzeichnet, weshalb es von den Systematikern als Analsegment bezeichnet wird. Diese Bezeichnung wird man indessen kaum im embryologischen Sinne auffassen können, d. h. im Sinne eines Telson. Allerdings besitzt dieses Segment weder Somiten noch Gliedmaßen, noch Ganglien (in dem fünften Gliede sind nur Somiten enthalten), allein es scheint mir doch nicht richtig, dasselbe für das Telson zu halten, da es auch bei der erwachsenen Form das Aussehen eines selbständigen Gliedes hat. HEYMONS beobachtete bei Embryonen von *Lepisma*, daß an deren Abdomen anfangs sechs Segmente differenziert werden und erst später die übrigen: dieses Stadium mit sechs Abdominalsegmenten wird man (ohne dem eine phylogenetische Bedeutung beizulegen) als das den Collembola entsprechende ansehen können, welche alle hinteren Abdominalsegmente völlig eingebüßt haben. Was das Telson betrifft, so ist es bei *Isotoma* in demselben reduzierten Zustande vorhanden, wie bei *Lepisma* und *Campodea* und zwar in Gestalt dreier mit dem sechsten Segmente völlig verschmolzener Höckerchen in der Nähe des Anus, d. h. in Gestalt der sogenannten Lamina supraanalis und zweier Laminae subanales (*l.sub*). — Letztere sind in der Nähe des Analöffnung auf der Fig. 33 deutlich zu sehen, welche das hintere Ende des Embryos en face darstellt. — Diese drei Höckerchen sind schon von UZEL bei *Tomocerus* (*Macrotoma*) *vulgaris* beschrieben worden.

Um diese selbe Zeit sind die Abdominalsegmente mit den Anlagen aller jener Anhänge versehen, welche der erwachsenen Form zukommen. Die paarigen Anlagen des Tubus ventralis waren schon vor diesem Stadium aufgetreten; auf demselben sitzen sie noch weit voneinander entfernt (wie die Thoracalfüße), haben im Vergleiche mit dem Stadium D an Größe zugenommen und erscheinen undeutlich in zwei Glieder eingeteilt (Fig. 47 abd_1). Im Gegensatz zu den Antennen und den Thoracalfüßen, bei denen während ihrer Teilung in zwei Glieder das proximale Glied kleiner ist, als das distale, ist bei diesen Anhängen das distale Glied viel kleiner. Es muß hier auf ihre Übereinstimmung mit den gleichen Bildungen auf den entsprechenden Segmenten des Embryos von *Lepisma* hingewiesen werden (vgl. die Fig. 3 in der Arbeit von HEYMONS), wie auch mit den Anhängen an dem ersten Abdominalsegmente bei der erwachsenen *Campodea*.

Auf dem zweiten Abdominalsegmente sind keine Anhänge vorhanden, wie dies auf Querschnitten durch den hinteren Teil des Embryos deutlich zu sehen ist: in dieser Beziehung steht *Isotoma* näher an *Tomocerus*, bei welchem UZEL Anhänge ebenfalls nicht beobachtet hatte, während bei *Anurida* solche nach Miss CLAYPOLE vorhanden sind. An dem dritten Segmente befindet sich ein Paar kleiner Auswüchse, welche die Anlage des Retinaculum oder Hamulus darstellen, an dem vierten ein Paar größerer Anhänge für die Springgabel (vgl. Fig. 47 abd_3, abd_4). Spuren von Gliederung, wie auf den früher angelegten Extremitäten, sind an diesen Anhängen noch nicht zu bemerken. Im übrigen hat der Embryo aber nunmehr alle Segmente und alle Extremitäten.

Ein großer Teil der Eioberfläche, welcher nicht von dem Keimstreifen eingenommen wird, ist auf dem Stadium E, wie dies auch früher der Fall war, von den flachen Zellen des Hüllenectoderms bedeckt (Fig. 32, 47, 48, 49, 50 *he*). Allein auf solchen Totalpräparaten, von denen eines z. B. der Fig. 32 als Vorlage gedient hat, fällt der Umstand in die Augen, daß auf den lateralen Seiten des Embryos, näher zum Keimstreifen, im thoracalen und in der ersten Hälfte des abdominalen Abschnittes, mitten in dem blassen Hüllenectoderm sich einige etwas dunkler gefärbte Flecken scharf hervorheben, welche gleichsam aus dem Keimstreifen nach oben herauswachsen (*owe*). Das Studium von Schnitten ergibt, daß wir es hier in der Tat mit nach oben wucherndem Ectoderm des Keimstreifens zu tun haben, welchem sodann auch Elemente des unteren Blattes, d. h. die Somiten nachfolgen. Da diese Wucherung in jedem Segmente für sich erfolgt, so hat ein solches nach oben wucherndes Ectoderm dann auch auf den Seiten das Aussehen einzelner Flecken oder Inselchen. Infolge dieses Vorganges werden die Elemente des Hüllenectoderms verdrängt und allmählich durch das Ectoderm des Keimstreifens ersetzt, welches die

Seiten und den Rücken des fertigen Embryos und der erwachsenen Form ergibt, wie dies z. B. auch bei dem Verdrängen des Amnions bei den höherstehenden Insekten der Fall ist. Da dieser Prozeß sich hier hauptsächlich auf die vierte Entwicklungsperiode bezieht, so soll später ausführlicher von ihm die Rede sein.

Was den inneren Bau des Embryos anbetrifft, so erleiden weder das Stomodäum noch das Proctodäum irgend welche Veränderungen im Vergleiche mit dem Stadium D. Das Proctodäum wird, wie wir schon erwähnt haben, stark nach unten verlagert (Fig. 32, 47 *prd*), allein sein Aussehen bleibt das gleiche, und zwischen dem Boden dieser ectodermalen Einstülpung und dem Dotter befinden sich, wie dies aus der Fig. 47 zu ersehen ist, noch immer Elemente des unteren Blattes, welche das Proctodäum außerdem noch von allen Seiten umgeben.

Auf dem Stadium E besitzt der Embryo nicht nur die volle Anzahl von Segmenten und Extremitäten, sondern auch schon alle Somiten. Das erste Paar bilden die Somiten des Antennensegmentes (Fig. 49 *so*), welche in die Antennen (*ant*) hereinreichen und auf dem Deutocerebrum (*Dc*) durch ein einschichtiges Brückchen aus Elementen des unteren Blattes, welches wir schon mehrfach erwähnt haben, miteinander verbunden sind. Vor den Antennensomiten befindet sich, wie auch auf den zwei vorhergehenden Stadien, eine Anhäufung von Elementen des unteren Blattes im Inneren des Labrum (Fig. 48 *ub*) und hinter dem Stomodäum; an der Bildung der Somiten nehmen diese Anhäufungen keinen Anteil. Zwischen dem Somitenpaare in dem Antennensegmente und dem Somitenpaare in dem Mandibularsegmente befindet sich in der Höhe des Tritocerebrum (*Trc*) ein Paar ebenfalls in der Mitte miteinander verbundener und sehr schwach entwickelter Ursegmente (Fig. 50 *so.ics*): es sind dies die Somiten des Intercalar- oder Vorkiefersegmentes, welche auch bei den Pterygota vorhanden sind. Wie auch auf dieser Figur zu sehen ist, sind bei unsrer *Isotoma* keinerlei Spuren entsprechender Extremitäten zu bemerken.

In den drei Maxillarsegmenten sind deren Somiten (*so*) immer noch stark entwickelt und erstrecken sich in die Anlagen der Mundwerkzeuge hinein, wobei sie bei den Maxillen sogar in den Palpus hereinragen (Fig. 51, 52 mx_1, mx_2 und *plp*). Allein in diesen Segmenten ist eine Verbindung zwischen dem Somiten der rechten und demjenigen der linken Hälfte, wie aus diesen Zeichnungen zu ersehen, infolge der stärkeren Entwicklung des Nervensystems schon nicht mehr vorhanden: das Ganglion (*ggl*) tritt hier bis an den Dotter heran und die einschichtige Brücke aus Elementen des unteren Blattes zerfällt in einzelne Zellen und verschwindet. Von dem Schicksal dieser Zellen wird noch weiter unten die Rede sein. In den drei Paaren von Thoracalsegmenten bleibt dieser Zusammenhang, wie dies auf dem vorhergehenden Stadium der Fall war (Fig. 46), noch bestehen, um auf dem nachfolgenden Stadium (*F*) ebenfalls zu verschwinden. Entwickelt ist diese einschichtige Brücke auch noch zwischen den abdominalen Somiten.

Von letzteren sind fünf Paare vorhanden, und zwar von dem ersten bis zu dem fünften Abdominalsegment: da, wo die entsprechenden Extremitäten entwickelt sind, d. h. in dem ersten, dritten und vierten Segmente, treten die Somiten auch in dieselben ein, wie dies aus der Fig. 47 zu ersehen ist. In dem sechsten Abdominalsegmente sind augenscheinlich keine Somiten vorhanden, wenigstens konnte ich ihre Anwesenheit daselbst nicht feststellen. Dagegen liegt in diesem selben Segmente nunmehr jene Anhäufung von Elementen des unteren Blattes (*ub*), welche das Proctodäum umgibt (Fig. 47) und gleich der vorderen am Stomodäum nicht an der Bildung der Somiten beteiligt ist. Von letzteren sind demnach bei *Isotoma cinerea* 2 + 3 + 3 + 5 Paare vorhanden, d. h. im ganzen 13 Paare.

Die Zahl der Ganglienpaare ist um diese Zeit die nämliche. Am schwächsten entwickelt sind von diesen die Ganglien des Hinterleibes, wie dies auch wegen der späteren Anlage der Abdominalsegmente zu erwarten war, wobei die Ganglien des vor den andern auftretenden ersten Abdominalsegmentes in bezug auf den Grad ihrer Entwicklung den thoracalen Ganglien näher stehen. Mit völliger Bestimmtheit konnte ich das Vorhandensein einer Nervenanlage nur in den vier ersten Segmenten feststellen, wo aus derselben die auch auf späteren Entwicklungsstadien bemerkbaren Ganglien hervorgehen. In dem fünften Abdominalsegmente sind Neuroblasten zwar vielleicht vorhanden, allein es kommt zu keiner Entwicklung einer mehrschichtigen Anlage aus denselben: die Neuroblasten verschwinden wieder und auf dem darauffolgenden Stadium erreicht das Nervensystem in dem vierten Abdominalsegment sein Ende. Das sechste, letzte Abdominalsegment enthält gar keine Nervenelemente.

Die thoracalen Ganglien und diejenigen der Kiefersegmente erscheinen nunmehr bereits stärker entwickelt als auf dem vorhergehenden Stadium: die Fig. 51 zeigt einen Schnitt durch das Ganglion der ersten Maxillen, die Fig. 52 einen solchen durch einen Teil des Ganglions des zweiten Maxillensegmentes (*ggl*), wo auch noch die reihenweise Anordnung der aus den Neuroblasten hervorgegangenen

Nervenzellen zu bemerken ist. Die Punktsubstanz ist in den Ganglien dieses Stadiums noch nicht vorhanden.

Wir hatten bereits darauf hingewiesen, daß auf dem Stadium D im Bereiche der Kopflappen und unterhalb dieser letzteren die Bildung des Oberschlundganglions oder Gehirns ihren Anfang nimmt. Auf dem Stadium E sind alle seine drei Abschnitte völlig ausgebildet und man kann dieselben hier am besten auf Frontalschnitten durch den vorderen Teil des Embryos sehen (vgl. Fig. 48—50, nach einer Schnittserie angefertigt). Zu beiden Seiten der Oberlippe (Fig. 48 *lbr*) liegen die Hälften des ersten Gehirnabschnittes, des Protocerebrum (*Prc*) [des Syncerebrum nach der neueren Terminologie von HEYMONS (1901)]: eine jede derselben nimmt fast die ganze Breite des früheren Kopflappens ein und besteht ihrerseits aus drei deutlichen Abschnitten oder Lappen. Dieses Bild erinnert außerordentlich an die von VIALLANES (1891) und WHEELER (1893) bei den Orthopteren und namentlich von HEYMONS (1895) bei *Forficula* beschriebenen Verhältnisse, wo die vorderen Ganglien des Gehirnes aus drei ähnlichen Loben bestehen (Lobi I—III). Einige Schnitte weiter, beinahe auf der Höhe der Mundöffnung und der Befestigungsstelle der Antennen, erreicht das Protocerebrum sein Ende und wir erblicken nunmehr den mittleren Abschnitt des Gehirnes, das Deutocerebrum (Fig. 49 *Dc*) [Mesocerebrum von HEYMONS], dessen Hälften einander längs der Medianlinie schon fast berühren und beträchtlich kleiner sind, als die Hälften des vorderen Abschnittes. Nach dem Deutocerebrum endlich folgt der hintere Abschnitt des Gehirns, das Tritocerebrum (Fig. 50 *Trc*) [Metacerebrum nach HEYMONS]: die Ganglien dieses Abschnittes sind noch kleiner als diejenigen des mittleren Abschnittes, sie sind miteinander verbunden und liegen schon ganz postoral. — Alle hier beschriebenen Verhältnisse sind mit den für die niederen Pterygota, die Orthoptera und Dermaptera, bekannten Verhältnissen durchaus identisch und auch der Entwicklung des Gehirns von *Scolopendra* sehr ähnlich. Eine Homologie zwischen den Teilen des Gehirns bei letzteren und denen der Insekten ist bereits von HEYMONS (1901) festgestellt worden.

Alle diese Gehirnganglien entwickeln sich gleich der Bauchnervenkette aus Neuroblasten. Die Ganglien des Tritocerebrum liegen den ersten Ganglien dieser letzteren im Mandibularsegment (in den Paraglossen) dicht an. — Ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei den höheren Insekten.

Die Zusammensetzung des Gehirnes bei *Anurida* aus einem Proto-, einem Deuto- und einem Tritocerebrum wurde auch von Miss CLAYPOLE flüchtig erwähnt, welche sich nicht eingehender mit dieser Frage beschäftigt hat. Dieser Autor erwähnt ferner, daß in dem Abdomen sechs Ganglienpaare enthalten sind, welche späterhin zu einer gemeinsamen Masse verschmelzen; ich kann mich auf keinen Fall mit dieser Angabe einverstanden erklären, da in dem fünften Segmente nur schwache Spuren des Nervensystems vorhanden sind und in dem sechsten dasselbe gänzlich fehlt. Es erscheint mir wenig wahrscheinlich, daß diese Verhältnisse bei *Anurida* anders liegen sollten, als bei *Isotoma*.

Die Genitalanlage bewahrt auch auf diesem Stadium ihre Lage im Dotter in der Nähe des Hinterendes des Embryos bei (Fig. 47 *g*); die diese Anlage zusammensetzenden Zellen haben an Zahl etwas zugenommen. Das Dorsalorgan weist am Ende der dritten Entwicklungsperiode (vgl. Fig. 49, 50 *DO*) den gleichen Charakter auf, wie wir ihn schon oben beschrieben haben.

Mit dem Stadium E erreicht unsre dritte Periode in der Entwicklung ihr Ende.

Was die auf die dritte Entwicklungsperiode bezüglichen Angaben in der Literatur betrifft, so haben wir die das meiste Interesse verdienenden bereits gelegentlich der Beschreibung der einzelnen Stadien erwähnt. Die übrigen Angaben der früheren Autoren beziehen sich fast ausschließlich auf die Veränderungen der äußeren Gestalt des Embryos und viele dieser Angaben in älteren Arbeiten sind irrtümlich. Ich will hier zum Beispiel darauf hinweisen, daß Packard das Vorhandensein eines zweiten Maxillenpaares bei den Collembola leugnet, ferner auf die Auffassung von Lemoine, wonach die Abdominalanhänge Bildungen sui generis darstellen, die den Gliedmaßen nicht homodynam sind u. a. m. Äußerst wenig wahrscheinlich erscheint mir auch die Beobachtung von Uljanin, wonach die Umrollung des Embryos durch das Auftreten einer besonderen Falte hinter dem Dorsalorgan hervorgerufen wird, welche in das Innere des Dotters hereinwächst. Es scheint mir kaum notwendig jetzt ausführlich auf alle diese irrtümlichen Angaben einzugehen.

Zum Schlusse halte ich es nicht für überflüssig hier die Analogie zwischen den von mir unterschiedenen Entwicklungsstadien bei *Isotoma cinerea* und den gleichen Stadien bei *Anurida maritima* festzustellen, wie sie von Folsom aufgestellt und in seiner Arbeit über die Entwicklung der Mundwerkzeuge auf den Fig. 1—7 dargestellt worden sind.

Das Stadium 1 der Embryonen von *Anurida* nähert sich unserm Stadium B, obgleich es etwas älter ist als dieses; das Stadium 2 stimmt in gleicher Weise nicht völlig mit unserm Stadium C überein, da die Differenzierung des Keimstreifens hier schon weiter fortgeschritten, der Embryo aber noch vollständig rund ist. Das Stadium 3 steht zwischen unsern Stadien C und D, das Stadium 4 zwischen D und E. Diese vier ersten Stadien können demnach nur annäherungsweise mit den Stadien der Entwicklung von *Isotoma* in Einklang gebracht werden. Im Laufe der weiteren Entwicklung läßt sich indessen eine größere Übereinstimmung beider feststellen: das, was FOLSOM als das fünfte Entwicklungsstadium bezeichnet, fällt vollständig mit dem Stadium E überein, mit welchem unsre dritte Periode in der Entwicklung ihr Ende erreicht. Um nicht nochmals auf diese Frage zurückkommen zu müssen, wollen wir gleich hier hervorheben, daß eine gleiche Übereinstimmung auch zwischen den späteren Entwicklungsstadien von *Anurida* und unsern Stadien F, G, H besteht, welche bei der vierten Periode der Entwicklung beschrieben werden sollen. F fällt durchaus mit Nr. 6 von FOLSOM überein, G mit Nr. 7 und endlich H (und zum Teil auch unser Stadium I) mit dem letzten — achten — Stadium in der Entwicklung von *Anurida*.

Im allgemeinen gehen, unbedeutende Eigentümlichkeiten ausgeschlossen, die Veränderungen in der äußeren Form bei den Embryonen von *Anurida* wie auch bei den übrigen Collembola in der gleichen Weise vor sich, wie dies von uns für *Isotoma cinerea* beschrieben worden ist. Wahrscheinlich entsprechen dieser äußeren Ähnlichkeit der Embryonen auch die in ihrem Inneren vor sich gehenden Prozesse der Organogenese.

VI. Vierte Entwicklungsperiode. — Entwicklung der Körpergestalt und Organogenese.

(Tafel XII und XIV.)

Die vierte und letzte Periode der embryonalen Entwicklung, während derer die Entwicklung der Körpergestalt der *Isotoma* und die endgültige Ausbildung aller ihrer inneren Organe vor sich geht, unterscheidet sich durch ihre besonders lange Dauer von den vorhergehenden Perioden. Im Durchschnitte beträgt sie 10 Tage, d. h. diese Periode dauert ebenso lange, wie die drei vorhergehenden zusammen. — Wir wollen zunächst die Entwicklung der Körpergestalt besprechen und erst dann zu den einzelnen Organen übergehen.

Die Ausbildung der Körpergestalt. Das erste Stadium der vierten Periode, welches wir mit dem Buchstaben F bezeichnen, unterscheidet sich äußerlich nur sehr wenig von dem Stadium E, weshalb ich keine spezielle Abbildung desselben gebe. Der Unterschied zwischen E und F besteht in deren innerem Bau, welchen wir in betreff des Stadiums F weiter unten besprechen werden. Äußerlich kann man nur bemerken, daß die aus dem Keimstreifen hervorwachsenden Ectodermflecken (Fig. 32 *owe*) nunmehr größer und bemerkbarer geworden sind (um diese Zeit sind zwei Paare solcher Flecken in der Brust und vier im Hinterleibe gut entwickelt), und daß die Analöffnung ihre definitive Lage am hinteren Ende des Abdomens eingenommen hat. Der Unterschied in der Lage der Analöffnung ist bei der Vergleichung der Fig. 55 (F) und 47 (E) deutlich zu erkennen, welche Sagittalschnitte durch das Hinterende des Abdomens und das Proctodäum (*prd*) darstellen. — Der Umstand, daß die Antennen bei dem Übergange auf dieses Stadium endlich viergliedrig werden, ist bereits oben erwähnt worden; die übrigen Anhänge des Keimstreifens bewahren ihren bisherigen Charakter bei, mit Ausnahme der Springgabel. Auf dem Stadium F werden die beiden Anlagen dieser letzteren bereits zweigliederig, indem sie je in einen proximalen und einen distalen Abschnitt zerfallen, von denen der letztere bedeutend kürzer ist als der erstere. In dieser Beziehung stimmt die Segmentierung der Anhänge des vierten Abdominalsegmentes durchaus überein mit der Segmentierung der Anlagen des Tubus ventralis, von der oben die Rede gewesen ist, unterscheidet sich aber von der Segmentierung der Antennen und Beine, wo der proximale Abschnitt des zweigliederigen Stadiums im Gegenteil bedeutend kleiner ist als der distale.

Auf das Stadium F folgt das Stadium G, dessen äußere Gestalt in der Fig. 34 abgebildet ist. Dasselbe unterscheidet sich gut von den andern durch die Anwesenheit der Ocellen (*oc*), welche auf diesem Stadium das Aussehen einzelner Flecke besitzen, während sie später infolge der Entwicklung von Pigment auch zwischen denselben gleichsam zu einem einzigen schwarzen Flecken verschmelzen. Bei Embryonen, welche sich auf den Beginn dieses Stadiums beziehen, sind anfangs jederseits zwei, dann aber drei Ocellen vorhanden, von denen später gleichsam eine untere (etwas gebogene) Reihe gebildet wird; hierauf treten bei etwas älteren Embryonen zu diesen drei Paaren noch zwei Paare hinzu, welche etwas höher und näher zur Dorsalseite gelegen sind (vgl. Fig. 34). Wie aus derselben Figur zu ersehen ist, schimmert unter den Ocellen deutlich das Gehirn hervor und der ganze Kopf erscheint überhaupt viel weiter ausgebildet, als auf den vorhergehenden Stadien.

Was die Mundwerkzeuge betrifft, so will ich mich infolge des Erscheinens der Arbeit von Hoffmann, welcher deren Entwicklung bei einer unsrer *Isotoma* nahestehenden Form eingehend untersucht hat, nicht bei den Einzelheiten ihrer Entwicklung auf späteren Stadien aufhalten, indem dies die Anwendung gewisser spezieller Untersuchungsmethoden notwendig machen würde, wie Rekonstruktionen, Präparieren mit Nadeln usw., ohne wesentlich neue Befunde in Aussicht zu stellen. Aus diesem Grunde will ich dieselben hier auch nur insofern berücksichtigen, als dies für das Verständnis der übrigen Entwicklungsprozesse erforderlich ist.

Auf dem Stadium G gehen in den Mundwerkzeugen wichtige Veränderungen vor sich, welche sich in dem ganzen Bau des Kopfes fühlbar machen. Diese Veränderungen bestehen erstens in einer Verlängerung der Mandibeln und der ersten Maxillen bei gleichzeitiger Reduktion des zweiten Maxillarpaares (in betreff der Einzelheiten dieser Vorgänge verweise ich auf die Arbeiten von Folsom und namentlich von Hoffmann) und zweitens in einer vollständigen Umwachsung derselben durch die Mundfalte. Einige Vorstellung von diesen Vorgängen können unsere Fig. 57 und 58 geben. Die erstere stellt einen schiefen Schnitt dar (in einer Ebene zwischen der frontalen und der transversalen Richtung) durch den vorderen Kopfabschnitt eines Embryos auf dem Stadium G: wir bemerken auf derselben die stark verlängerten Mandibeln (*md*), welche von der Seite her zur Hälfte durch die stark angewachsene Mundfalte (*mf*) bedeckt sind. Zwischen den Mandibeln sind wie zuvor die Paraglossae (*prgl*) in Gestalt zweier nur stärker entwickelter Höcker zu bemerken, allein das Mandibularganglion (welches jetzt zu dem Bestande des unteren Schlundganglions gehört) liegt nunmehr bedeutend höher, als auf den vorhergehenden Stadien. In gleicher Weise verläuft die Mundfalte seitlich von jeder Maxille des ersten Paares; zwischen diesen letzteren ist um diese Zeit in Gestalt eines unpaaren Vorsprunges die Glossa zur Bildung gelangt, d. h. der unpaare Teil des Hypopharynx, welcher demnach den durch Wucherung vergrößerten Sternit des ersten Maxillensegmentes darstellt. Nach Umwachsung der Mandibeln und der ersten Maxillen erreichen die Mundfalten die zweiten Maxillen und beginnen mit denselben zu verwachsen, oder richtiger gesagt dieselben von unten zu umwachsen, wobei ein großer Teil der von der Mundfalte umwachsenen zweiten Maxille nach den Beobachtungen von Hoffmann verschwindet. Unsre Fig. 58 stellt einen Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes (im Niveau der ösophagealen Kommissur) eines auf dem Stadium G befindlichen Embryos dar. Auf derselben sind die basalen Abschnitte der Mandibeln (*md*) und der ersten Maxillen (mx_1) gut zu sehen, welche seitlich durch die Mundfalte (*mf*) bedeckt sind; letztere reicht rechts bis zur zweiten Maxille (mx_2), während sie links bereits mit derselben verschmolzen ist. Die Mundorgane werden demnach, wie dies auch schon von FOLSOM festgestellt worden ist, durchaus nicht in das Innere des Kopfes verlagert, sondern sie werden von beiden Seiten durch die Mundfalten, welche sich bei der erwachsenen Form in die Wangen verwandeln, umwachsen. Indem diese selben Mundfalten mit den Maxillen des zweiten Paares verwachsen, von denen nur ein kleiner Teil ihrer früheren Anlagen übrig bleiben (vgl. HOFFMANN), nehmen sie auch an der Bildung der Unterseite des Kopfes teil. Als Endergebnis dieses Umwachsungsprozesses erweisen sich die stark verlängerten Mandibeln und ersten Maxillen als in der Mundhöhle liegend; der Embryo wird demnach schon von dem Ende unsres Stadiums G angefangen, zu einer entotrophen Form wie die erwachsenen Collembola.

Um die gleiche Zeit bildet sich die definitive Gliederzahl auch an den Thoracalfüßen, welche bis dahin viergliederig waren. Zu diesem Zwecke erfolgt eine Zweiteilung ihres proximalen Gliedes der Stadien E und D, welches sich seit seiner Differenzierung von dem distalen Gliede noch kein einziges Mal geteilt hat, während dieses letztere schon auf dem Stadium E in drei Glieder zerfallen ist. Auf dem Stadium G sind die Thoracalfüße demnach schon fünfgliederig, wie bei der erwachsenen Form (vgl. Fig. 34 *th*).

Auch in den abdominalen Anhängen sind merkliche Veränderungen wahrzunehmen. Die bisher ziemlich weit voneinander entfernten Anhänge des ersten Abdominalsegmentes beginnen sich einander zu nähern, wobei ihre Basalteile miteinander verschmelzen und nur die distalen Enden einzeln nach außen vorspringen, wie dies aus der Fig. 59 (*tv*) zu ersehen ist, welche einen Querschnitt durch das erste Abdominalsegment darstellt. Die Grenze zwischen dem proximalen und dem distalen Gliede, in welche eine jede der Anlagen des Tubus ventralis zuvor zerfallen ist (vgl. Fig. 47), verschwindet auf dem Stadium G und den darauffolgenden Stadien und die spätere Teilung dieses Organes in seine definitiven Abschnitte (Tubuscylinder, -kragen und -bläschen) entsteht ganz unabhängig von der primären Zusammensetzung aus zwei Gliedern. Man kann nur sagen, daß die früheren kleinen distalen Glieder das hauptsächlichste Material für die ausstülpbaren Säckchen abgeben, die größeren proximalen Abschnitte dagegen — das Material für die beiden übrigen Teile. Wie dies bei der Betrachtung der Embryonen von der Seite oder auf Sagittalschnitten gut zu sehen ist, sind die noch nicht miteinander verschmolzenen freien Enden des Tubus ventralis stark erweitert, woher die ganze Anlage eine pilzförmige Gestalt annimmt. Letzteres ist auf der Abbildung des darauffolgenden Stadiums H deutlich zu sehen (Fig. 35 *tv*), während auf der dem Stadium G angehörenden Fig. 34 der darauf abgebildete Tubus ventralis des Embryos von den Thoracalfüßen bedeckt ist. Im allgemeinen kann man sagen, daß die aus einem kurzen basalen Abschnitt und zwei noch nicht miteinander verschmolzenen terminalen Erhöhungen bestehende Anlage des Tubus ventralis auf dem Stadium G (Fig. 59) ungefähr denselben Bau besitzt, wie er der niedersten Familie der Collembola — den Poduridae — zukommt. Bei letzteren besteht dieses Organ, wie bekannt, im Gegensatz zu den Entomobryidae, zu denen auch *Isotoma cinerea* gehört, aus zwei durch eine Vertiefung voneinander getrennten Hälften mit einem kurzen Basalabschnitt und ohne Valvulae. Die Auffassung, wonach derartige Verhältnisse als mehr ursprünglich anzusehen sind, findet demnach auch in der Embryologie eine völlige Bestätigung.

Die Anhänge des dritten Abdominalsegmentes nähern sich einander ebenfalls und ergeben auf dem Stadium G, indem sie miteinander verschmelzen, ein vollständig ausgebildetes Retinaculum (Fig. 60 *ret*), welches um diese Zeit verhältnismäßig nur wenig größer ist, als bei der erwachsenen Form. Auf diesem, wie auch auf den darauffolgenden Stadien sind in demselben keinerlei Spuren einer Einteilung in Abschnitte zu bemerken, aber auf dem Stadium F habe ich sogar in seinen Anlagen einen schwachen Hinweis auf einen Bestand aus zwei Gliedern (einem größeren proximalen und einem kleineren distalen) gesehen, wie er auf diesem Stadium bei den Anhängen des ersten und des vierten Abdominalsegmentes deutlich ausgesprochen ist.

Bei dem Übergange von dem Stadium F nach dem Stadium G werden die zweigliederigen Anlagen der Springgabel zu dreigliederigen, indem der größere proximale Abschnitt eine Zweiteilung erfährt (Fig. 34 und 63 *frc*). Es sind demnach nunmehr jene drei Abschnitte der Gabel angedeutet, welche auch für die erwachsene Form charakteristisch sind (Manubrium, Dentes, Mucrones), allein zum Unterschiede von letzterer sind alle diese Teile noch von etwa gleicher Größe. Um dieselbe Zeit geht eine rasche Annäherung beider Gabelanlagen vor sich und deren Basalglieder beginnen allmählich miteinander zu verschmelzen, wobei sie das unpaare Manubrium bilden, während die Dentes und die Mucrones, wie bei der erwachsenen Form, frei bleiben. Die Entwicklung der Gabel spricht im allgemeinen zweifellos zugunsten der Annahme, daß deren Reduction bei vielen Collembola eine sekundäre Erscheinung darstellt.

Was die laterale und die dorsale Seite des Embryos anbetrifft, so gehen auch hier auf dem Stadium G einige Veränderungen vor sich. Das auf den beiden vorhergehenden Stadien von dem Keimstreifen nach oben wuchernde Ectoderm hatte das Aussehen einzelner Flecken zu beiden Seiten des Embryos (Fig. 32 *owe*). Jetzt haben diese einzeln aus jedem Segmente hervorwachsenden Flecken so sehr an Größe zugenommen, daß sie zu einem gemeinsamen Streifen verschmelzen, welcher jede der lateralen Seiten des Embryos bedeckt (Fig. 34 *owe*) und nur auf dessen Dorsalseite (wie dies auf derselben Figur und einigen andern, Schnitte durch den Embryo darstellenden zu sehen ist — Fig. 57, 59, 60, 62, 63) flache Zellen des Hüllenectoderms (*he*) erhalten bleiben. — Querschnitte durch den Embryo (Fig. 59, 60) zeigen bei dem Vergleiche mit den auf der Taf. XIII abgebildeten Querschnitten der vorhergehenden Stadien auf das Deutlichste, wie sehr sich das Ectoderm der Keimscheibe nach oben verbreitet hat, indem es die Stelle des Hüllenectoderms einnahm. Bei dem Studium solcher Schnitte kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Elemente des Hüllenentoderms durchaus nicht durch das definitive Ectoderm nach oben verdrängt werden (da sonst ihre Anzahl auf Querschnitten oben beträchtlicher sein müßte als früher, was durchaus nicht der Fall ist), sondern offenbar mit zunehmendem Wachstum des letzteren allmählich absterben und verschwinden, ohne an der Bildung der Seiten und des Rückens Anteil zu nehmen. Mit einem Worte, dieser ganze Vorgang erinnert außerordentlich an die Verdrängung des definitiven Ectoderms des Amnions bei vielen höheren Insekten.

Wie dies sowohl auf Totalpräparaten (Fig. 34) wie auch auf Schnitten (Fig. 62) deutlich zu sehen ist, bewahrt das Dorsalorgan (*DO*) auch noch auf dem Stadium G denselben Charakter wie während der dritten Entwicklungsperiode.

Das auf das Stadium G folgende Stadium H erinnert nach der allgemeinen Configuration des Körpers und seiner Anhänge schon mehr an die erwachsene Form (Fig. 35). Bei dem Übergange des Embryos auf dieses Stadium vermehrt sich die Zahl seiner Ocellen jederseits bis zu acht (der für *Isotoma cinerea* überhaupt charakteristischen Anzahl): es kommen zu den auf dem Stadium G vorhanden gewesenen fünf Ocellen noch weitere drei hinzu, welche etwas höher liegen als die ersteren. Allein gleichzeitig entwickelt sich zwischen ihnen Pigment, weshalb die einzelnen Ommatidien auf Totalpräparaten nicht mehr zu erkennen sind, sondern, wie bei der erwachsenen Form, nur ein gemeinsamer schwarzer Augenfleck zu unterscheiden ist (Fig. 35 *oc*). — Wie aus der gleichen Figur ersichtlich ist, erinnern der Kopf und die Mundwerkzeuge schon sehr an ihren Bau bei der erwachsenen Form; die Füße (auf der Fig. 35 sind nur deren basale Glieder abgebildet) erlangen allmählich ebenfalls ihre definitive Gestalt.

Die abdominalen Anhänge stehen nunmehr ihrem Baue nach den Abdominalanhängen der aus dem Ei geschlüpften *Isotoma* viel näher. Die pilzförmige Gestalt des Tubus ventralis (Fig. 35 *tv*) haben wir schon bei der Beschreibung des vorhergehenden Stadiums erwähnt. Auf Querschnitten durch das erste Abdominalsegment von Embryonen dieses Stadiums (Fig. 69) kann man sich davon überzeugen, daß die Verschmelzung der Hälften dieses Organes bereits vollständig beendigt ist, und daß dasselbe sich in ein ebensolches unpaares Organ verwandelt hat, wie bei der erwachsenen *Isotoma* (*tv*). In seinem Innern beginnt um diese Zeit die Entwicklung von Muskeln und an seinem distalen Ende diejenige jener großen Zellen, welche schon die Aufmerksamkeit vieler Autoren auf sich gezogen haben und fälschlicherweise für Drüsenzellen gehalten wurden, bis Willem (1901) feststellte, daß es bloß große hypodermale Zellen sind, denen keinerlei specielle drüsige Funktion zukommt. Diese großen Hypodermiszellen in dem Terminalabschnitt des Tubus ventralis sind sowohl auf der Fig. 69, wie auch auf der Fig. 73 deutlich zu sehen, welche sich auf das letzte Stadium der vierten Periode (I) beziehen und auf denen der Schnitt durch den Tubus ventralis (*tv*) nicht mehr quer, sondern sagittal verlaufen ist. — Bei der Entwicklung der weiteren Einzelheiten des inneren wie auch des äußeren Baues dieses Organs will ich mich nicht weiter aufhalten.

Das Retinaculum bietet auf dem Stadium H keine Veränderungen dar; die Gabel besteht wie zuvor aus drei Abschnitten, wobei das Manubrium bereits unpaar geworden ist. Auf dem Stadium G waren alle drei Abschnitte der Gabelanlagen, wie wir schon oben bemerkt haben, ungefähr von der gleichen Größe; bei dem Übergang auf das Stadium H werden die Endglieder (Mucrones) bedeutend kleiner als die andern, während die mittleren Abschnitte (Dentes) in ihrem Wachstum sowohl die ersteren, als auch das Manubrium überholen, was auch aus der Fig. 35 (*frc*) zu ersehen ist. So erwirbt demnach auch die Gabel nunmehr die für die erwachsene *Isotoma* charakteristische Configuration.

Der Vorgang des Verschlusses des Rückens durch das von den Seiten nach oben wachsende Ectoderm erreicht auf dem Stadium H sein Ende. Auf der Fig. 35 können wir die flachen Zellen des Hüllenectoderms nicht mehr sehen und der ganze Embryo ist um diese Zeit sowohl auf den Seiten wie auch auf dem Rücken von Ectoderm bedeckt. — Selbst in denjenigen Fällen, wo an irgend einer Stelle des Embryos das Ectoderm der rechten und der linken Seite noch nicht miteinander verwachsen ist, wie auf der Fig. 65 unterhalb des Dorsalorgans oder auf der Fig. 68 oberhalb des Dotters, sind keine Zellen des Hüllenectoderms an solchen Stellen zu bemerken, da dieses letztere um diese Zeit bereits vollständig reduziert ist. Alles dieses beweist natürlich nur, daß diese Zellen an der Bildung des Integuments des erwachsenen Tieres überhaupt nicht beteiligt sind.

Im Zusammenhange mit dem Verschlusse des Rückens beschränkt sich die Segmentierung des Embryos nunmehr nicht mehr auf die Ventralseite, sondern sie geht zuerst auch auf die lateralen Seiten und schließlich auf den Rücken über. Zuerst differenzieren sich die letzten Abdominalsegmente: so sind z. B. bei dem auf Fig. 35 dargestellten Embryo die drei hintersten Abdominalsegmente (Abd_6, Abd_5, Abd_4) auch schon am Rücken abgeteilt. Hierauf differenzieren sich die vorderen Abdominalsegmente und nach ihnen die thoracalen, d. h. dieser Prozeß verläuft von hinten nach vorn, in der Richtung nach dem Kopfe.

Was das Dorsalorgan betrifft, so ist dasselbe während des ganzen Verlaufes dieses Stadiums vorhanden. Bei Embryonen, welche dem Anfang oder der Mitte desselben entsprechen, hebt sich das Dorsalorgan wie bisher auch auf Totalpräparaten (Fig. 35 *DO*) scharf ab; bei späteren Embryonen hingegen, bei denen der ganze Rücken mit Ectoderm bedeckt ist, bedarf es eines leichten Druckes mit dem Deckgläschen auf den Embryo, um sich von dem Vorhandensein dieses Organs in toto überzeugen zu können. — Die Untersuchung von Schnitten, besonders aber von sagittal geführten, wie der auf Fig. 65 abgebildete, gibt uns die Überzeugung, daß der histologische Charakter des Dorsalorgans (*DO*) und die Zahl der dasselbe zusammensetzenden Zellen auf dem Stadium H genau die gleichen sind, wie zuvor. Immerhin bemerken wir jetzt eine gewisse Veränderung in seiner Lage: wie aus der angeführten Figur zu ersehen ist liegt das Dorsalorgan nur mit einem geringen Teile seines Umfanges der äußeren Oberfläche an und ist tiefer in den Dotter versenkt. Diese Lageveränderung ist die Folge einer Wucherung des definitiven Ectoderms (*ect*) auch über dem Organ, so daß das Dorsalorgan gegen das Ende des Stadiums H endlich jeglichen Zusammenhang mit der zweiten Embryonalhülle einbüßt und unterhalb des Ectoderms in den Dotter versinkt. Bis zum Ablaufe des Stadiums *H* ist nicht die geringste Degeneration in dem Organe selbst, noch irgendwelche Zerstörung mit Hilfe der Leucocyten zu bemerken.

Das letzte Stadium der vierten Entwicklungsperiode, welches dem Ausschlüpfen aus dem Ei unmittelbar vorangeht, oder das Stadium J, ist auf der Fig. 36 dargestellt. Wie aus derselben zu ersehen ist, hat der Embryo nunmehr seine völlige Ausbildung erfahren, sein Körper ist vollständig segmentiert und alle seine Anhänge weisen denselben Charakter auf, wie bei der aus dem Ei geschlüpften *Isotoma* (Fig. 37), von der er sich nur durch seine gekrümmte Lage unterscheidet. — In der Haut hat sich um diese Zeit bereits das blaue Pigment herausgebildet, welches für die erwachsene Form charakteristisch ist; durch diese hellblaue Färbung unterscheiden sich die Embryonen des Stadiums J auf das schärfste von denen aller vorhergehenden Stadien.

Ich halte es für überflüssig eine genauere Schilderung dieses Stadiums zu geben, muß jedoch bei dem Schicksal eines Gebildes verweilen, welches hier gänzlich fehlt, und zwar des Dorsalorganes. Im Gegensatz zu allen vorhergehenden Stadien ist dasselbe jetzt sowohl auf Totalpräparaten (Fig. 36), wie auch auf Schnitten (Fig. 73) gar nicht mehr zu unterscheiden. Dieses unerwartete Verschwinden des Dorsalorganes, welches noch auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 65 *DO*) so gut entwickelt erschien, war auch mir ein Rätsel, bis es mir gelang bei Embryonen aus dem ersten Anfang des Stadiums J Überreste desselben aufzufinden. — In der Mitte und gegen das Ende dieses Stadiums entbehrt der Mitteldarm des Embryos gänzlich des Dotters (Fig. 73 *D*), während er bei Beginn des Stadiums J, wie dies auch vorher der Fall gewesen war, dicht mit Dotter angefüllt ist (Fig. 71 *D*). Gerade bei solchen Embryonen nun kann man innerhalb des Mitteldarmes zwischen dem Dotter Reste des Dorsalorganes finden (Fig. 71 *DO*), welches offenbar nach seiner Loslösung von dem Ectoderm zusammen mit dem Dotter von dem Darmepithel umhüllt (vgl. Fig. 68) und wiederum mit dem Dotter in dem Darme verdaut wird, wobei es bei älteren Embryonen restlos verschwindet.

Das Dorsalorgan der Collembola unterliegt demnach nicht einer langsamen Degeneration oder Zerstörung unter Beihilfe der Leucocyten, gleich vielen embryonalen Organen, sondern es erfährt das gleiche Schicksal wie die Embryonalhüllen einiger Insekten, so zum Beispiel von *Hydrophilus*, welche schließlich in den Dotter geraten und mit diesem zusammen im Darme verdaut werden. Ein ähnliches Schicksal erleidet bekanntlich auch das Dorsalorgan vieler Amphipoda. — Prowazek beschreibt bei der von ihm untersuchten *Isotoma*-Art eine Resorption des Dorsalorganes mit Hilfe von mesodermalen Zellen, doch kann ich diese Beobachtung in keiner Weise bestätigen und vermute, daß sie auf einem Irrtum beruht.

Den Prozeß des Ausschlüpfens des Embryos aus dem Ei habe ich nicht beobachtet; ebenso fehlen mir jegliche Beobachtungen über den Zeitpunkt des Beginnes der ersten Häutung der jungen *Isotoma*. Es muß hier bemerkt werden, daß sowohl *Campodea* wie auch *Tomocerus* (*Macrotoma*) nach den Untersuchungen von Uzel mit einer embryonalen Cuticula (d. h. offenbar mit einer zweiten cuticularen Embryonalhülle) bekleidet das Ei verlassen, dieselbe jedoch bald darauf abwerfen. Prowazek weist darauf hin, daß bei seiner *Isotoma* die erste Häutung am 7. Tage eintrat, wie dies nach Heymons auch bei *Lepisma* der Fall ist.

Auf die Frage nach dem Dorsalorgan und den die Bildung des Rückens begleitenden Prozessen werden wir später nochmals zurückkommen; um mit der Entwicklung der Körpergestalt bei *Isotoma cinerea* abzuschließen, wollen wir hier nur noch kurz bei den Angaben verweilen, welche wir oben mitgeteilt haben und die die Segmentierung verschiedener Körperanhänge, d. h. der Extremitäten betreffen. Dabei erwecken einige in die Augen fallende Eigentümlichkeiten ein gewisses Interesse.

Die Segmentierung der Antennen war bei *Tomocerus plumbeus* von Hoffmann untersucht worden, dessen Befunde, wie wir oben gesehen haben, auch für unsre Form durchaus passen. Bei beiden zerfällt die noch ungegliederte Anlage der Antennen zuerst in ein größeres distales und ein kleineres proximales Glied; hierauf teilt sich das erstere derselben, um die zwei Endglieder der völlig ausgebildeten Antenne zu bilden (III u. IV) und schließlich teilt sich auch noch das proximale primäre Glied, wobei seine Hälften das I. und II. Glied der fertigen Antenne abgeben. Dieser Vorgang läßt sich am besten durch nachstehende Gleichung ausdrücken:

$$\begin{array}{c} \mathrm{P} \quad < \quad \mathrm{D} \\ \mathrm{ant}\ (\mathrm{I}+\mathrm{II}+\mathrm{III}+\mathrm{IV})=(\mathrm{I}+\mathrm{II})+(\mathrm{III}+\mathrm{IV})=(\mathrm{I}+\mathrm{II})+\mathrm{III}+\mathrm{IV}=\mathrm{I}+\mathrm{II}+\mathrm{III}+\mathrm{IV}. \end{array}$$

Die Segmentierung der Füße haben wir oben beschrieben; sie verläuft nach demselben Grundplane. Ebenso wie dies auch bei den

Antennen der Fall ist, teilt sich die ungegliederte Anlage der Füße in zwei Glieder, von denen das distale größer ist und den Femur (III), die Tibia (IV) und den Tarsus (V) enthält, das proximale dagegen die Coxa (I) und den Trochanter (II) und dabei kleiner ist[1]. Späterhin segmentiert sich zuerst das primäre distale Glied, wobei der Tarsus sich zu allererst differenziert, worauf sich dann Femur und Tibia abteilen. Die Gliederung des primären proximalen Gliedes tritt beträchtlich später auf, und zwar erst auf dem Stadium G, während das distale Glied schon auf dem Stadium E gänzlich in seine drei Abschnitte geteilt ist. Die Gleichung für die Segmentierung der Füße wird sich offenbar folgendermaßen gestalten:

$$\begin{array}{c} \mathrm{P} \quad < \quad \mathrm{D} \\ \mathrm{th}\ (\mathrm{I}+\mathrm{II}+\mathrm{III}+\mathrm{IV}+\mathrm{V}) = (\mathrm{I}+\mathrm{II}) + (\mathrm{III}+\mathrm{IV}+\mathrm{V}) = (\mathrm{I}+\mathrm{II}) + (\mathrm{III}+\mathrm{IV}) \\ + \underset{\text{tarsus}}{\mathrm{V}} = (\mathrm{I}+\mathrm{II}) + \underset{\text{femur}}{\mathrm{III}} + \underset{\text{tibia}}{\mathrm{IV}} + \mathrm{V} = \underset{\text{coxa}}{\mathrm{I}} + \underset{\text{trochanter}}{\mathrm{II}} + \mathrm{III} + \mathrm{IV} + \mathrm{V}. \end{array}$$

Vergleicht man diese beiden Gleichungen, so ergibt es sich in unzweifelhafter Weise, daß die Segmentation der Füße und der Antennen nach ein und demselben Typus verläuft; charakteristisch sind für diesen Typus: erstens die ursprüngliche Einteilung dieser Anlagen in zwei primäre Glieder — ein größeres distales und ein kleineres proximales — und zweitens die vom distalen nach dem proximalen Ende zu fortschreitende, d. h. wenn man sich so ausdrücken darf, centripetale Differenzierung der definitiven Glieder. Wie bei den Antennen, so auch bei den Füßen werden die Endglieder zuerst und die Basalglieder zuletzt differenziert. — Es ist von Interesse, daß dieses Gesetz auch in der postembryonalen Entwicklung der Collembola eine Anwendung findet. Bekanntlich besitzen mehrere Vertreter der Familie Entomobryidae nicht vier-, sondern fünf- oder sechsgliederige Antennen (so z. B. *Orchesella*, *Heteromurus* [*Templetonia*]). BÖRNER (1901) stellte fest, daß die soeben aus dem Ei ausgeschlüpften Vertreter dieser Gattungen viergliederige Antennen besitzen, daß sich aber später die Zahl dieser Glieder sekundär vermehrt. Außerdem beobachtete dieser Autor sowohl bei *Orchesella cincta* wie auch bei *Heteromurus nitidens*, daß die Verwandlung der viergliederigen Antenne in eine fünfgliederige durch die Teilung ihres basalen Gliedes (I der übrigen Formen) in zwei Glieder vor sich geht (vgl. Fig. 33 auf Seite 78 der angeführten

---

[1] Ich kann die Angaben von WILLEM (1900) in keiner Weise bestätigen, wonach die Füße der Collembola nicht fünf, wie dies für die Insekten typisch ist, sondern sieben Glieder besitzen.

Arbeit). In diesem Falle ist die Analogie mit der Gliederung des Beines eine durchaus vollständige.

Obwohl heutigen Tages wohl niemand mehr an der Extremitätennatur der Antennen zweifeln wird, so bietet die Übereinstimmung ihrer Segmentierung mit derjenigen der Beine doch immer ein gewisses Interesse.

Es muß hervorgehoben werden, daß auch die Differenzierung des ersten und des zweiten Maxillenpaares nach dem gleichen Gesetze verläuft, wie diejenige der Beine und der Antennen. — Wie wir oben gesehen haben, teilt sich die Anlage jeder Maxille zuerst in ihren basalen Teil und den Palpus, wobei dieser letztere, d. h. das ursprüngliche distale Glied auch hier von etwas größeren Dimensionen ist (vgl. Fig. 31). Hierauf tritt die Segmentierung des Palpus ein und endlich diejenige des Maxillenstammes; die Einzelheiten dieser Vorgänge habe ich nicht verfolgt, doch verlaufen dieselben, soweit man dies nach den Beobachtungen von Hoffmann beurteilen kann, im allgemeinen wie es scheint wie bei den Beinen. Aus dem hier Mitgeteilten ist deutlich ersichtlich, daß der Palpus maxillaris und der P. labialis den drei distalen Beingliedern (Femur, Tibia, Tarsus) völlig entsprechen, die Basalglieder der Maxillen dagegen den Basalgliedern der Beine (Coxa und Trochanter). Zu dem gleichen Ergebnis gelangte auch Heymons (1897a) auf Grund seiner Beobachtungen über die Entwicklung von *Lepisma*, doch ist dieser Autor der Ansicht, daß Submentum + Mentum und Cardo + Stipes der Coxa allein entsprechen.

Indem wir nunmehr zu der Segmentierung der Abdominalanhänge übergehen, können wir uns davon überzeugen, daß jenes für alle Kopf- und Brustextremitäten gültige Gesetz bei der Segmentierung der abdominalen Extremitäten nicht mehr in vollem Umfange in Kraft bleibt. Wie wir schon oben bemerkt haben, teilen sich auch die Abdominalanhänge des ersten, dritten und vierten Segmentes ursprünglich in zwei Glieder, allein von diesen ist nicht das distale größer als das proximale, sondern umgekehrt. Bei den Anlagen des Tubus ventralis und des Retinaculum bleibt es auch bei dieser Segmentierung, wobei die Grenze zwischen dem proximalen und dem distalen Abschnitt verwischt wird; so kann man für die Anlagen des Tubus ventralis nur annäherungsweise angeben, daß die distalen Glieder die Hauptmasse des Materiales für die ausstülpbaren Bläschen abgeben. Bei der Anlage der Gabel wird diese Teilung in zwei Abschnitte nicht verwischt und die Segmentierung geht noch weiter, wobei das kleinere distale Glied späterhin den Mucro abgibt, während das proximale

Glied sich in zwei Abschnitte teilt — das Manubrium und die Dens s. Ramus.

$$\begin{array}{c} \mathrm{P} \qquad > \mathrm{D} \\ \mathrm{frc\ (Man. + ram. + muc.) = (Man. + ram.) + muc. = Man. + ram. + muc.} \end{array}$$

Im allgemeinen verläuft aber die Differenzierung dieser drei Glieder auch hier vom distalen zum proximalen Ende.

Es drängt sich unwillkürlich die Frage auf, warum die primären Glieder bei den Abdominalanhängen von andrer Größe sind, als bei allen übrigen Gliedern (bei allen ist P < D, bei den Abdominalgliedern P > D) und ob es nicht möglich wäre, eine Parallele zwischen den Abschnitten des Tubus ventralis und der Gabel einerseits und den Beinen anderseits zu ziehen. — Was die erstere Frage betrifft, so geben uns die den Collembola nahestehenden niedersten Apterygoten, nämlich *Campodea* und die Protura eine Antwort auf dieselbe.

Bei *Campodea* sind abdominale Extremitäten (Styli und Cerci lasse ich hier unberücksichtigt) an dem ersten Abdominalsegment entwickelt und bestehen aus zwei Gliedern, einem größeren proximalen und einem kleineren distalen. Dasselbe findet auch bei den Vertretern der Familie der Acerentomidae statt, während bei *Eosentomon* genau ebensolche Anhänge an den drei ersten Abdominalsegmenten sitzen. Das kleine distale Glied der zweigliederigen Abdominalbeine der Protura trägt an seinem Ende ein ausstülpbares Bläschen (über Protura siehe die Arbeiten von Silvestri [1907, 1909], Berlese [1909] und Rimsky-Korsakow [1911a u. b]). Es ist unschwer zu erkennen, daß ein solches zweigliederiges Bein durch den Verlust von Gliedern aus einem normalen fünfgliedrigen Beine hervorgegangen ist, wie sie bei *Scolopendrella* und einigen andern Myriopoden an allen Segmenten entwickelt sind. Sein kleines distales Glied entspricht wahrscheinlich mehreren Gliedern, die schließlich eine rudimentäre Form angenommen haben, während das ausstülpbare Bläschen an seinem Ende bei den Protura eine Neubildung darstellt. In welchen Beziehungen die Styli zu solchen Beinen stehen, ist recht schwer zu sagen, allein alles was wir über ihre Entwicklung wissen, spricht gleichsam dafür, daß der ungegliederte Stylus ein bereits endgültig reduziertes Abdominalbein darstellt, aber vielleicht stellen die Styli, wie Heymons (1897a) dies angenommen hat, nur Anhänge völlig verschwundener abdominaler Beine dar.

Da bei den Collembola alle Abdominalanhänge ein Stadium durchmachen, während dessen sie aus zwei Gliedern bestehen, — einem größeren proximalen und einem kleineren distalen — so spricht dies dafür, daß ihre Vorfahren an dem Abdomen halbreduzierte Beine in der Art derer getragen haben, welche noch jetzt an einem Segmente bei *Campodea* und *Acerentomon* und an dreien bei *Eosentomon* vorhanden sind. Aus derartigen zweigliedrigen Beinen haben sich wahrscheinlich der Tubus ventralis, das Retinaculum und die Furca der Collembola entwickelt und hierdurch läßt sich erklären, warum bei der Entwicklung dieser Gebilde ihr distales Glied kleiner ist als das proximale. Es dürfte ziemlich gewagt sein, wollte man die proximalen Glieder der Abdominalanhänge mit den primären proximalen Gliedern der Beine und der Antennen homologisieren (und ebenso die distalen — mit den primären distalen), solange wir nicht wissen, einem Rudiment von wie viel Gliedern das kleine Glied an den abdominalen Beinen von *Campodea* und den Protura entspricht, so daß es ratsamer erscheint, einen solchen Versuch zu unterlassen. Es mag noch daran erinnert sein, daß, wie wir schon oben bemerkt haben, bei den Embryonen von *Lepisma* nach HEYMONS die Anhänge des ersten Abdominalsegmentes wie die abdominalen Anhänge der Embryonen von *Isotoma* gegliedert sind, wodurch unsre Annahme von dem Vorhandensein zweigliedriger Abdominalbeine bei den Vorfahren der heutigen Apterygota eine Bestätigung erfährt.

Was nun die Frage nach einer Analogie zwischen den Teilen des Tubus ventralis, des Retinaculum und der Furca und den Gliedern der Beine betrifft, so sind derartige Versuche schon mehrmals unternommen worden. — Ich will hier, als Beispiel, darauf hinweisen, daß WILLEM in seiner Monographie der Collembola und Thysanura (1900) den basalen Teil des Retinaculum für die miteinander verschmolzenen Coxae hält, seine Rami dagegen — für den Tibiae homologe Gebilde; auch homologisiert er das Manubrium der Gabel mit den miteinander verschmolzenen Coxae, Trochanteres und Femora, die Rami s. Dentes mit den Tibiae, die Mucrones mit dem Tarsus.

Die Embryologie spricht indessen sowohl gegen diesen, wie auch gegen alle ähnlichen Versuche die Abschnitte der abdominalen Anhänge auf die Teile der Beine zurückzuführen, indem die primäre Segmentierung bei den ersteren, wie wir schon gesehen haben, einen andern Charakter aufweist, als bei den letzteren; sie spricht nur dafür, daß bei den Vorfahren der jetzt lebenden Collembola die Abdominalanhänge den gleichen Charakter aufwiesen, wie gegenwärtig das Paar abdominaler Extremitäten von *Campodea*. Hieraus wird man schließen müssen, daß sowohl die Abschnitte des Tubus ventralis (Tubuscylinder,

-kragen, -bläschen), wie auch die Abschnitte der Gabel (Manubrium, Dentes, Mucrones) schon im Bereiche der Ordnung der Collembola entstanden sind und daher nicht auf einen der Abschnitte der Beine zurückgeführt werden können. Zugunsten dieser letzteren Annahme spricht, abgesehen von den Ergebnissen der Embryologie auch noch der primitive Bau des Tubus ventralis innerhalb der Familie der Poduridae, wovon schon oben die Rede gewesen ist, wie auch die Tatsache, daß bei den Vertretern einer Familie der Collembola, nämlich bei den Neelidae, die Gabel nicht aus drei, sondern aus vier Gliedern besteht, indem zwischen Manubrium und Mucrones zwei zweigliederige Dentes angebracht sind.

Indem wir es für unmöglich halten, eine Homologie zwischen den Gliedern der Beine und denen der Abdominalanhänge durchzuführen, beabsichtigen wir in keiner Weise die Extremitätennatur dieser letzteren zu leugnen. Alles oben Angeführte spricht im Gegenteil unzweifelhaft dafür, daß alle abdominalen Anhänge der Collembola Modifikationen von in früheren Zeiten am Abdomen entwickelten (bei den älteren Vorfahren — fünfgliederigen, bei jüngeren — zweigliederigen) Beinen darstellen. Die ältere Auffassung von HAASE (1889), wonach der Tubus ventralis nur durch Verschmelzung zweier abdominaler Bläschen gebildet worden sein soll, während die Furca eine Modifikation der zwei Styli darstellt, welche HAASE einfach für hypodermale Bildungen ansieht, ist natürlich vollständig irrtümlich, obgleich das Retinaculum und die Furca auch in der Arbeit von BÖRNER (1901) immer noch als differenzierte Styli figurieren.

Die ausstülpbaren Bläschen in dem Endabschnitt des Tubus ventralis sind den abdominalen Bläschen bei *Scolopendrella*, den Diplura und *Machilis* durchaus homolog und diese Homologie hat niemals irgendwelche Zweifel hervorgerufen. Ganz besonders klar wird sie nach der Entdeckung der Protura, welche, wie wir bereits oben angeführt haben, am Ende des zweiten Gliedes der abdominalen Beine je ein solches ausstülpbares Bläschen besitzen. Wahrscheinlich waren ebensolche Saugnäpfe an den Enden der Beine wenigstens am ersten Abdominalsegment den Vorfahren aller Insekten eigentümlich, indem auch bei den Vertretern der verschiedensten Ordnungen der Pterygota im embryonalen Zustande an diesem Segmente die eigenartigen »Pleuropoden« hervorwachsen. Schon CHOLODKOWSKY (1891) hatte seinerzeit hervorgehoben, daß das erste Paar von Abdominalanhängen wahrscheinlich ursprünglich zur Fortbewegung diente und erst später die sekundäre Rolle von Saugnäpfen übernommen hat. Ebenso weist auch Hirschler (1906), anläßlich der Beschreibung von drüsigen Bildungen an diesem Segmente bei den Embryonen von *Catocala nupta*, darauf hin, daß dieselben wahrscheinlich den Abdominalbläschen der Thysanura und Myriopoda homolog sind.

In der oben erwähnten ausgezeichneten systematischen Arbeit von Börner (1901) findet man die Angabe, daß im allgemeinen Cerci bei den Collembola nicht entwickelt sind, daß aber letzte Reste derselben bei den Vertretern der Gattung *Tomocerus* angetroffen werden.

Wir haben bereits oben von der Entwicklung des hinteren Endes des Embryos unsrer *Isotoma* gesprochen, wobei wir unsre Beobachtungen mit den auf *Tomocerus* bezüglichen Angaben von Uzel verglichen; aus allem diesem geht deutlich hervor, daß, obgleich ein Telson bei den Collembola vorhanden ist, die Cerci doch vollständig fehlen. Letztere können schon aus dem Grunde nicht vorhanden sein, weil die Collembola augenscheinlich eine ziemlich beträchtliche Zahl von hinteren Abdominalsegmenten (wahrscheinlich fünf) eingebüßt haben.

Fassen wir alles auf die Entwicklung der Körperanhänge Bezügliche zusammen, so werden wir demnach sagen müssen, daß die Segmentierung der abdominalen Extremitäten in andrer Weise verläuft, als diejenige der Extremitäten der Brust und des Kopfes. Für die Antennen, Maxillen und thoracalen Beine ist der ursprüngliche Zerfall ihrer Anlagen in zwei primäre Glieder charakteristisch — ein größeres distales, und ein kleineres proximales — und die darauffolgende fortschreitende Differenzierung der definitiven Glieder in centripetaler Richtung. Auf Grund dieser Verhältnisse wird das Ziehen einer Parallele zwischen den Abschnitten der Beine und z. B. den Maxillen durchaus möglich. Die Abdominalanhänge hingegen teilen sich zuerst in ein größeres proximales und ein kleineres distales Glied, indem sie hierbei ein Stadium durchmachen, welches den halbreduzierten zweigliedrigen Beinen am Abdomen von *Campodea* und den Protura entspricht. Infolgedessen kann auch deren spätere Teilung in die definitiven Abschnitte, wie sie wahrscheinlich schon im Bereiche der Gruppe der Collembola aufgetreten ist, nicht mit der definitiven Segmentierung der Extremitäten des Kopfes und der Brust verglichen werden. — Es wäre recht interessant, diese Verhältnisse an Embryonen der Pterygota zu studieren, worüber, so viel mir bekannt ist, keinerlei Angaben vorliegen.

Die Entwicklung des Darmes. Während der dritten Entwicklungsperiode hatten wir es ausschließlich mit den ectodermalen Anlagen des Vorder- und Enddarmes zu tun; irgendwelche Anlagen des Mitteldarmes waren um diese Zeit noch nicht zu bemerken. —

Auf dem Stadium F kann man dieselben erstmals bemerken und um diese Zeit treten drei solcher Mitteldarmanlagen auf: eine vordere, eine hintere und eine mittlere oder diffuse Mitteldarmanlage. Am deutlichsten sind diese Anlagen auf solchen Sagittalschnitten zu sehen, wie jene drei auf unsern Fig. 53—55 abgebildeten aufeinander folgenden Schnitte durch ein und denselben Embryo.

Auf der Fig. 53 sehen wir, wie das Stomodäum (*std*) sich wie früher mit seinem Ende auf den Dotter stützt und an diesem Ende keine Elemente des unteren Blattes aufweist. Letztere liegen dem Stomodäum nur von oben und unten an: oberhalb desselben liegt eine Anhäufung dieser Zellen innerhalb der Oberlippe (*lbr*); dabei verwandelt sich der hintere, der oberen Wandung des Stomodäum (*mm*) dicht anliegende Teil dieser Anhäufung späterhin in die Muskelschicht des Vorderdarms, so daß man diesen Teil für die Anlage der Muscularis des Vorderdarmes ansehen kann. Unterhalb des Stomodäums, an dessen hinteren Wand (und zwar zwischen dieser und dem Nervensystem *n*) liegt eine andre Anhäufung von Elementen des unteren Blattes (*vDa*): dies ist nun eben die vordere Anlage des Mitteldarmes. — Es sei bemerkt, daß sich aus dieser selben Anlage nicht nur das Mitteldarmepithel entwickelt, sondern daß ein Teil derselben später auch die Muscularis der unteren Stomadäumwand entstehen läßt (vgl. Fig. 62 *mm*); allein auf dem Stadium F ist es schlechterdings unmöglich irgendwelchen Unterschied zwischen den Elementen, welche die Muscularis abgeben werden und denjenigen Elementen zu bemerken, welche sich in das Mitteldarmepithel verwandeln.

Die vordere Anlage des Mitteldarmes tritt daher auf dem Stadium F noch nicht in reiner oder einfacher Gestalt auf, sondern es sind derselben auch fremde Elemente in Gestalt der zukünftigen Muskelzellen des Vorderdarmes beigemischt, so daß diese Anlage als eine zusammengesetzte Primitivanlage im Sinne Meisenheimers (1900, 1908) angesehen werden muß. Natürlich ist die Bezeichnung als »vordere Anlage des Mitteldarmes« in bezug auf das Stadium F nicht ganz richtig, doch benutze ich dieselbe um die Einführung neuer Bezeichnungen zu vermeiden.

Eine ebensolche zusammengesetzte Primitivanlage stellt auf dem Stadium F auch die hintere Anlage des Mitteldarmes dar, da auch dieser um diese Zeit unzweifelhaft noch Elemente der zukünftigen Muscularis des Proctodäum beigemischt sind. Letzteres (*prd*) ist auf der Fig. 55 dargestellt: wie dies schon früher der Fall war, stützt es sich, zum Unterschiede vom Stomodäum, mit seinem Ende nicht direkt auf den Dotter, sondern es ist von demselben durch eine Anhäufung von Elementen des unteren Blattes (*hDa*) geschieden, welche die hintere Anlage des Mitteldarmes darstellt. Außer dieser dem Ende des Proctodäum anliegenden Anhäufung, wird dieses letztere noch allseitig von Elementen des unteren Blattes umgeben (Fig. 55, 56 *mm*) und aus diesen wird späterhin die Muskelschicht des Hinterdarmes gebildet. Wie auf diesen Figuren zu erkennen ist, läßt sich zwischen der hinteren Anlage des Mitteldarmes und der Anlage der Muscularis des Proctodäum um diese Zeit keinerlei Grenze ziehen, weshalb es richtiger wäre, auch hier von einer einzigen zusammengesetzten Primitivanlage zu sprechen.

Sowohl die vordere, wie auch die hintere Anlage des Mitteldarmes (welche um diese Zeit noch mit den Anlagen der Muscularis der ectodermalen Darmabschnitte zu gemeinsamen zusammengesetzten Primitivanlagen vermischt sind) entstehen demnach aus einer vorderen und einer hinteren Anhäufung des unteren Blattes, die nicht in den Bestand der Somiten aufgegangen sind. An der Bildung dieser letzteren hat außerdem auch noch eine kleine Anzahl von Elementen des unteren Blattes keinen Anteil genommen, welche zwischen den Somiten der rechten und der linken Seite eine Brücke gebildet hat und schon oben beschrieben worden ist (vgl. Fig. 39, 41, 45, 46 *isb*). Auf Kosten dieses zwischen den Somiten verlaufenden Stranges des unteren Blattes entsteht nun die dritte Anlage des Mitteldarmes — seine mittlere oder diffuse Anlage.

Bei der Beschreibung des Stadiums E (des letzten Stadiums der dritten Entwicklungsperiode) haben wir bereits hervorgehoben. daß infolge eines starken Wucherung des Nervensystems nach oben der Zusammenhang zwischen den Somiten der Kiefersegmente eingebüßt wird und die zwischen ihnen bestehende Brücke verschwindet. Auf dem Stadium F breitet sich dieser Prozeß aus den Kopfsegmenten auf die thoracalen und schließlich auch auf die abdominalen Segmente aus: das Nervensystem wächst rasch nach oben und die Brücke zwischen den Somiten der rechten und der linken Seite wird reduziert. Schließlich haben wir auf dem Stadium F auf der Mittellinie längs der Ventralseite zwischen den Somiten statt eines Stranges des unteren Blattes nur noch eine Reihe von einzelnen Zellen. in welche der Strang zerfallen ist. und einige dieser Zellen dringen oberflächlich in den Dotter ein und bleiben in Gestalt isolierter Zellen an dessen unterer Oberfläche (Fig. 54 *dDa*). Diese Zellen bilden denn auch die mittlere oder diffuse Anlage des Mitteldarmes: auf dem Stadium F sind dieselben sowohl auf Sagittal-, wie auch auf Querschnitten gut zu sehen, vermischen sich aber später mit den Auswüchsen der vorderen und hinteren Anlage des Mitteldarmes (deren Beschreibung wir etwas weiter unten geben werden) und verschmelzen mit ihnen zu der epithelialen Wand des Mesenteron.

Der von uns beschriebene, zwischen den Somiten verlaufende Strang des unteren Blattes, aus welchem späterhin die diffuse Anlage des Mitteldarmes gebildet wird, ist bei vielen Pterygota bekannt geworden. Zuerst wurde er von NUSBAUM (1891) bei *Meloë* unter dem Namen Chordastrang beschrieben, darauf von HEYMONS bei *Forficula* und den Orthoptera (1895), wobei letzterer Autor feststellte, daß die Blutzellen eben aus diesem Strange hervorgehen, was später auch von andern Autoren bestätigt worden ist. Von NUSBAUM und FULINSKI (1906) wurde erstmals festgestellt, daß außer den Blutzellen aus diesem mittleren Strange auch noch Elemente hervorgehen, welche an der Bildung des Mitteldarmes beteiligt sind; diese Angaben wurden später durch HIRSCHLER (1906, 1909a u. b) an verschiedenen Lepidopteren und Coleopteren und durch HAMMERSCHMIDT (1910) an Phasmatiden durchaus bestätigt (die von letzterem vorgeschlagene Terminologie — »sekundäres Entoderm mesodermalen Ursprunges« u. dgl. m. lasse ich unberücksichtigt).

Der »mittlere Strang« vieler Pterygota gibt demnach das Material ab nicht nur für den Mitteldarm, sondern auch noch für die Blutzellen. Es ist mir leider nicht gelungen die Entwicklung dieser letzteren bei *Isotoma cinerea* zu verfolgen, doch scheint mir nach Analogie mit den Pterygota die Annahme am wahrscheinlichsten, wonach sie sich auch hier aus den Elementen des zwischen den Somiten verlaufenden Stranges entwickeln. Verhält sich dies in der Tat so, dann gehört auch die dritte (die sogenannte diffuse) Anlage des Mitteldarmes gleich der vorderen und der hinteren Anlage bis zu ihrer Differenzierung zu dem Bestande der zusammengesetzten Primitivanlage, in der außer ihm auch noch ganz fremde Elemente, und zwar das Material für die zukünftigen Blutzellen, enthalten sind. Für die Pterygota trifft das letztere zweifellos zu. Auf diese äußerst wichtigen Verhältnisse werden wir in dem allgemeinen Teil dieser Arbeit nochmals zurückkommen.

Auf den beiden darauffolgenden Stadien — G und H — treten in allen drei Abschnitten des Darmes merkliche Veränderungen ein. Das bis jetzt mehr oder weniger gerade Stomodäum nimmt infolge seines Wachstums eine knieförmig gebogene Gestalt an, indem seine hintere Hälfte um etwa 45° von der früheren Richtung abweicht, welch letztere in der vorderen Hälfte des Stomodäum erhalten bleibt (vgl. Fig. 62). Da die vordere Anlage des Mitteldarmes um diese Zeit schon vollständig abgesondert ist, so können wir auf Sagittalschnitten nunmehr bemerken, daß die Wandungen des Vorderdarmes nicht nur oben, sondern auch unten mit einer Schicht von Zellen des unteren Blattes bedeckt sind (Fig. 62 *mm*), aus welcher später ihre Muscularis hervorgeht.

Von einer ebensolchen einschichtigen Anlage der zukünftigen Muscularis ist auf den Stadien G und H auch das Proctodäum allseitig umgeben (Fig. 63 u. 67 *mm*), während die hintere Anlage des Mitteldarmes, gleich der vorderen, um diese Zeit schon vollständig abgesondert ist. Im Gegensatze zu dem Vorderdarme bleibt der Hinterdarm, wie dies aus den beiden angeführten Zeichnungen zu ersehen ist, wie früher gerade, allein sein inneres Ende liegt nunmehr dem Dotter unmittelbar an, indem die hintere Mitteldarmanlage, wie wir später sehen werden, eine andre Lage einnimmt und eine neue Gestalt annimmt. Das Lumen des Proctodäum ist nunmehr durch eine dünne Schicht seinen Boden bildender Zellen von dem Dotter geschieden, d. h. es wird hier die für die Entwicklung des Hinterdarmes bei den Pterygota charakteristische sogenannte hintere Grenzlamelle gebildet (Fig. 63, 67 *hgl*). Eine ebensolche vordere Grenzlamelle auf dem Boden des Stomodäum gelangt beträchtlich später zur Bildung.

Das proximale Ende des Proctodäum, vor dessen Grenzlamelle, ist um diese Zeit etwas erweitert, wie dies auf unsren Zeichnungen deutlich zu sehen ist. Eine ähnliche Erweiterung an dieser Stelle findet sich auch bei den Embryonen der Pterygota, bei denen aus derselben späterhin die Malpighischen Gefäße hervorgehen. Bei unsrer *Isotoma*, wie auch bei allen Collembola, bleibt diese Erweiterung während der späteren Entwicklung völlig unverändert (vgl. z. B. die auf einen zum Ausschlüpfen bereiten Embryo bezügliche Fig. 73 *prd*) und es werden gar keine Malpighischen Gefäße gebildet. Eine solche Erweiterung findet sich im erwachsenen Zustande nicht nur bei *Isotoma cinerea*, sondern auch bei vielen andern Collembola, worauf schon Heymons (1897b) hingewiesen hat, welcher dieselbe ganz richtig mit den Malpighischen Gefäßen verglichen hat, welche bei *Campodea* die Gestalt kleiner Divertikel besitzen. Die Vorfahren der Collembola haben demnach wahrscheinlich echte Malpighische Gefäße besessen, wie sie auch die jetzt lebenden Thysanura s. str. besitzen.

Indem wir nun zu den Anlagen des Mitteldarmes übergehen, wollen wir nur von der vorderen und der hinteren Anlage sprechen, indem von dem Schicksal der diffusen Anlage schon oben die Rede gewesen ist und ihre Zellen sich um diese Zeit, infolge der Wucherung der beiden ersteren, mit deren Zellen vermischen und schließlich gar nicht mehr zu unterscheiden sind. — Sowohl die vordere, wie auch die hintere Anlage, sondern sich vom Stadium G angefangen von den Anlagen der Muscularis der ectodermalen Darmabschnitte ab, mit denen sie zuvor zu zusammengesetzten Primitivanlagen verbunden waren, worauf sie anfangen rasch an Größe zuzunehmen und dabei eine eigenartige Gestalt annehmen. Letztere ist die gleiche wie bei den Pterygota und hat zuerst das Aussehen eines Uhrglases, sodann diejenige eines Hufeisens, dessen Gipfel dem proximalen Ende des Stomodäums oder Proctodäums anliegt, je nachdem ob wir es mit der vorderen oder mit der hinteren Anlage zu tun haben.

Am deutlichsten sind diese Anlagen auf Frontalschnitten durch den vorderen oder den hinteren Teil des Embryos zu sehen, von denen zwei auf den Fig. 66 und 67 abgebildet sind. Die erstere derselben stellt den Teil eines Frontalschnittes durch das Kopfende dar: wir sehen hier das Stomodäum (*std*), welches mit seinem Ende an den Dotter stößt und sogar etwas in denselben eindringt, während seitlich von ihm, an der Oberfläche des Dotters, jederseits eine dünne Epithellamelle liegt (*vDa*); auf Schnitten, welche der Ventralseite etwas näher liegen, und auf denen das Stomodäum nicht mehr zu sehen ist, verschmelzen dabei beide Lamellen zu einer gemeinsamen hufeisenförmigen Anlage um das Vorderende des Dotters herum. Diese hufeisenförmige Epithellamelle verdankt ihren Ursprung jener Anhäufung von Elementen des unteren Blattes an der hinteren Wandung des Stomodäums auf dem Stadium F, von der oben die Rede gewesen ist (Fig. 53 *vDa*), d. h. sie stellt gleich dieser Anhäufung die vordere Anlage des Mitteldarmes dar, allein sie enthält im Gegensatz zu dieser keine Beimischung mehr von irgendwelchen fremden Elementen. Unsre Fig. 66 bezieht sich auf einen Embryo auf dem Stadium H, bei dem die vordere Mitteldarmanlage sich ziemlich beträchtlich von jenem Zellhäufchen unterscheidet, welches wir auf dem Stadium F angetroffen haben: das Studium von Schnitten durch Embryonen des zwischen den Stadien F und H liegenden Stadiums G zeigt uns indessen, daß eine solche hufeisenförmige Lamelle in Wirklichkeit aus der Anhäufung des unteren Blattes unterhalb des Stomodäum gebildet wird, wobei letzteres zuerst eine mehr uhrglasförmige und dann erst eine hufeisenförmige Gestalt annimmt.

Die Fig. 67 zeigt einen Frontalschnitt durch das Hinterende desselben Embryos, und wir erkennen auf derselben die gleichen Verhältnisse. Von dem Boden des Proctodäum (*prd*) gehen ebenso längs der Oberfläche des Dotters zwei Epithellamellen (*hDa*) aus, welche auf andern Schnitten zu einer gemeinsamen hufeisenförmigen Anlage verschmelzen, welche an der oben beschriebenen Anhäufung von Elementen des unteren Blattes am Ende des Proctodäum auf dem Stadium F ihren Ausgangspunkt hat (Fig. 55 *hDa*). Auch hier hat diese Anhäufung zuerst das Aussehen eines Uhrglases und streckt sich erst später zu einem Hufeisen mit längeren Schenkeln aus: mit einem Worte, alle Verhältnisse bei der Entwicklung der hinteren Mitteldarmanlage sind die gleichen wie bei der vorderen Anlage.

Infolge der gekrümmten Lage des Embryos erhalten wir gewöhnlich auf ein und derselben Serie Frontalschnitte durch dessen vorderes und hinteres Ende und Querschnitte durch den mittleren Körperabschnitt. Aus diesem Grunde gelingt es sehr leicht den ganzen Verlauf beider hufeisenförmigen Anlagen des Mitteldarmes und deren fortschreitende Wucherung und Verschmelzung miteinander zu verfolgen. — Auf dem Stadium G sind diese Anlagen noch sehr kurz und ihre Enden liegen dem Dotter in dessen unteren Hälfte nur von den Seiten an, während der mittlere Teil der Ventralfläche des Dotters, welcher über dem Nervensystem liegt, wie auch die dorsale und die lateralen Oberflächen einstweilen noch eines solchen epithelialen Belages entbehren. Ein solches Bild gerade sehen wir auf der Fig. 60, welche einen Querschnitt durch das dritte Abdominalsegment eines auf dem Stadium G befindlichen Embryos darstellt, wo die Enden der hinteren Mitteldarmanlage deutlich hervortreten (*hDa*). Da das vordere und das hintere Hufeisen auf diesem Stadium noch nicht aneinander herantreten, so werden wir in der Mitte des Leibes, so z. B. auf Schnitten durch das erste Abdominalsegment (Fig. 59) unter dem Dotter keine solchen Epithellamellen finden, sondern es werden hier an seiner Ventralfläche nur einzeln zerstreute Zellen der diffusen Anlage anzutreffen sein (*dDa*).

Auf dem Stadium H treffen die Enden des vorderen und des hinteren Hufeisens aufeinander und verschmelzen miteinander, so daß ihre Epithellamellen unter dem Dotter in dem Bereiche aller Segmente entwickelt sind, somit auch am ersten Abdominalsegmente (Fig. 69 *hDa*), und der Dotter hat jetzt an seiner Ventralfläche zwei ununterbrochene Stränge des zukünftigen Darmepithels. Die Zellen der diffusen Anlage treten um diese Zeit in den Bestand dieser zwei Stränge ein und sind nunmehr nicht mehr zu erkennen. Hierauf wird das Längenwachstum der Epithellamellen durch ein ebenso energisches Wachstum in der Höhe ersetzt und dieselben beginnen den Dotter rasch von den Seiten her zu umwachsen (Fig. 68 *vDa*); es erfolgt schließlich eine Verschmelzung der Lamellen der rechten und der linken Seite, und zwar zuerst an der Ventralfläche und sodann auch an der Dorsalfläche. Am Ende dieses Prozesses erscheint der Dotter als von allen Seiten von Darmepithel umgeben und es entsteht der von allen Seiten verschlossene Mitteldarm, welcher einstweilen noch mit Dotter angefüllt ist (Fig. 71 *D*). — Mit einem Worte, alle Einzelheiten dieses Prozesses weisen genau denselben Charakter auf wie bei den Pterygota, wo sie schon oft beschrieben worden sind, weshalb wir uns nicht länger hierbei aufzuhalten brauchen.

Bei dem Übergange auf das letzte Stadium J tritt an dem Ende des Stomodäum ein kleines Zellplättchen auf, welches dessen Höhle von dem Dotter abgrenzt und auf Sagittalschnitten deutlich zu sehen ist (Fig. 72 *vgl*). Wir haben es hier natürlich mit der vorderen Grenzlamelle zu tun, welche beträchtlich später auftritt, als die hintere Grenzlamelle an dem Proctodäum, von der schon oben die Rede gewesen ist. — Zu Beginn dieses Stadiums ist der Mitteldarm noch von Dotter überfüllt (vgl. Fig. 71), welcher indessen später rasch verschwindet, indem er offenbar verdaut wird; mit ihm verschwinden auch das in dem Dotter eingeschlossene Dorsalorgan (Fig. 71 *DO*) und die Kerne der Dotterzellen (*dk* auf vielen Figuren der Taf. XIV), so daß der Embryo vor dem Ausschlüpfen einen Mitteldarm besitzt, dessen Höhlung von nichts angefüllt ist (Fig. 73 *D*). Um dieselbe Zeit beginnt an dem Mitteldarme dessen Muscularis bemerkbar zu werden (welche auf dieser Zeichnung nicht abgebildet ist). Er entwickelt sich, wie dies überhaupt bei allen Insekten der Fall ist, aus der splanchnischen Wandung des Somiten.

Noch bevor der Dotter aus dem Darme verschwindet, wird die hintere Grenzlamelle am Proctodäum resorbiert und zwischen den Höhlungen des Mitteldarmes und des Hinterdarmes wird eine Verbindung hergestellt. Die vordere Grenzlamelle, welche um diese Zeit eben erst entstanden ist, verschwindet später, wenn der Dotter bereits ganz aufgebraucht worden ist. — Von Interesse ist noch eine den Vorder- und Hinterdarm des zum Ausschlüpfen bereiten Embryos betreffende Eigentümlichkeit. Wir haben bereits darauf hingewiesen, daß bei den auf dem Stadium J befindlichen Embryonen blaues Pigment gebildet wird, welches auch für die erwachsene Form charakteristisch ist. Dieses Pigment wird indessen nicht nur in der Hypodermis abgelagert

(Fig. 71, 73 *hyp*), sondern auch in den Wandungen des Stomo- und Proctodäum (Fig. 73 *std*, *prd*), wodurch sich der Vorder- und der Hinterdarm scharf von dem Mitteldarme unterscheiden und für den ectodermalen Ursprung der beiden ersteren Zeugnis abgelegt wird. Diese Eigentümlichkeit bleibt auch bei den erwachsenen Exemplaren unsrer Art bestehen: das Pigment verschwindet während der Häutung nicht aus den ectodermalen Darmabschnitten, sondern bleibt in diesen wahrscheinlich wohl bis zum eintretenden Tode des Tieres erhalten, indem ich dasselbe auch noch bei Weibchen, welche mit der Ablage ihrer Eier beschäftigt waren, konstatieren konnte. — Die gleiche Erscheinung beobachtete auch Heymons (1897b) bei erwachsenen Exemplaren von *Isotoma saltans* (*Desoria glacialis*), bei denen die Zellen des Vorder- und des Hinterdarmes ebenfalls gleich denen der Hypodermis mit Pigment angefüllt waren. Ich weiß nicht ob dieser Erscheinung eine biologische Bedeutung zukommt, und welcher Art dieselbe sein könnte.

Die Beobachtungen über die Entwicklung des Mitteldarmes der Collembola und der Apterygota überhaupt, waren bis zur allerletzten Zeit durch äußerste Ungenauigkeit ausgezeichnet. Uljanin ließ den Mitteldarm aus einem Häufchen Zellen des unteren Blattes entstehen, welche in das Innere des Dotters hereinwachsen, doch haben wir schon oben nachgewiesen, daß er einfach die Genitalanlage für die Anlage des Mesenteron angesehen hatte. Uzel und Miss Claypole bestätigen indessen die Angaben von Uljanin, indem sie eine Entstehung des Mitteldarmes in Gestalt einer kompakten Anlage inmitten des Dotters (wie bei den Diplopoda) beschreiben, wobei der Ursprung dieser Anlage auf ein Häufchen besonderer entodermaler Zellen im Dotter zurückgeführt wird. — Heymons kommt, gestützt auf seine Untersuchungen an *Campodea* und *Lepisma* zu dem Schlusse, daß deren Mitteldarm (wie wohl bei allen Apterygota, im Gegensatz zu den Pterygota) einfach aus Dotterzellen hervorgeht, welche zuvor ihren Dotter verlieren. Prowazek bestätigt diese Angaben von Heymons in betreff der von ihm untersuchten *Isotoma*.

Die oben von uns mitgeteilten Beobachtungen stehen in völligem Widerspruch zu den Angaben aller dieser Autoren. Es sind keinerlei Zellanhäufungen, welche man für Entoderm ansehen könnte, bei *Isotoma cinerea* zu bemerken, und der Dotter enthält bei dieser Form nur Dotterzellen und die Genitalanlage. Ein Ursprung des Mitteldarmepithels aus Dotterzellen wird in keiner Weise bestätigt und letztere bewahren bis zu ihrem völligen Verschwinden mit dem

Dotter ihren früheren Charakter bei, indem sie einzeln in dem Dotter zerstreut liegen und höchst wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei dessen Assimilierung spielen. — Während der zweiten Entwicklungsperiode ist in einer jeden Dotterzelle ein Kern und stark vacuolisiertes Protoplasma deutlich zu unterscheiden (siehe *dz* auf den Figuren der Taf. XI); während der zwei letzten Perioden wird das Plasma fast unbemerklich und in dem Dotter treten nur noch die Kerne dieser Zellen deutlich hervor (siehe *dk* auf den Figuren der Taf. XIII u. XIV). Vergleicht man diese Dotterkerne bei starker Vergrößerung mit den Elementen, aus denen das Mitteldarmepithel hervorgeht, so bleibt nicht der geringste Zweifel darüber bestehen, daß die Dotterzellen an diesem Vorgange nicht den geringsten Anteil nehmen. — Im Gegensatz zu allen früheren Beobachtungen müssen wir daher annehmen, daß der Mitteldarm bei den Collembola, und wohl auch bei allen andern Apterygota, aus Elementen des unteren Blattes in Gestalt dreier Anlagen — einer vorderen, einer hinteren und einer diffusen — gebildet wird.

Diese Angaben stimmen, wie wir gleich sehen werden, durchaus mit den Angaben überein, welche nicht nur die Pterygota, sondern auch alle andern Arthropoda betreffen; es ist aus diesem Grunde höchst unwahrscheinlich, daß innerhalb der Gruppe der Apterygota noch irgendwelche andre Entstehungsweisen des Mesenteron vorkommen sollten.

In Anbetracht dieser Erwägungen neige ich zu der Annahme, daß alle früheren, die Entwicklung des Mitteldarmes betreffenden Beobachtungen auf Irrtum beruhen. — Miss Claypole und Uzel haben wahrscheinlich gleich Uljanin den Fehler begangen, entweder die Genitalanlage, oder ein Häufchen Dotterzellen für Entoderm anzusehen. Was nun die Angaben von Heymons betrifft, so ist zu bemerken, daß er schon früher geneigt war, gerade die Dotterzellen für das wahre Entoderm bei den Insekten zu halten, und daß außerdem seine Beobachtungen über die Entstehung des Mitteldarmes bei *Lepisma* und *Campodea* (für erstere hauptsächlich, für letztere ausschließlich) auf der Untersuchung bereits aus dem Ei geschlüpfter Larven begründet sind. So spät der Prozeß der Organogenese auch eintreten mag, so sind doch immer nur die im Ei vor sich gehenden Prozesse als der Schlüssel für sein Verständnis anzusehen und die Untersuchung junger Larven allein vermag eine so schwierige und verwickelte Frage nicht aufzuklären. Bei *Lepisma* hat Heymons allerdings auch die embryonale Entwicklung untersucht, allein auch hier ist die Frage nach der Herkunft der kleinen »Darmbildungszellen«, wie er sie nennt, nicht völlig aufgeklärt geblieben. In seiner ersten Arbeit (1897a) vermutete HEYMONS, daß dieselben durch Mitose aus großen Dotterzellen entstehen, in seiner zweiten (1897b) neigt er zu der Ansicht, daß eine solche große Dotterzelle sich durch Verlust des Dotters direkt in eine kleine Darmbildungszelle verwandelt, indem letztere »unzweifelhaft Abkömmlinge der großen dotterhaltigen Elemente sind«. — Mit einem Worte, auch die Angaben dieses hervorragenden Forschers rufen selbst beim bloßen Durchlesen dieser beiden Arbeiten große Zweifel hervor und machen unwillkürlich den Eindruck mangelhafter Begründung, so daß eine erneute Untersuchung aller dieser Verhältnisse sowohl bei *Lepisma* wie auch bei *Campodea* äußerst wünschenswert erscheint. In Anbetracht der vollkommenen Übereinstimmung in der Entwicklungsweise des Mitteldarmes bei unsrer *Isotoma* mit der Entwicklungsweise desselben bei vielen andern Arthropoden, halte ich es für außerordentlich wahrscheinlich, daß sich auch in den Gruppen der Diplura und der Thysanura s. str. bei aufmerksamerer Untersuchung die gleichen Verhältnisse herausstellen werden.

Über die Frage nach der Entwicklung des Mitteldarmes der höheren Insekten, der Pterygoten, war lange Zeit hindurch viel hin und her gestritten worden. Ende der 80er und Anfang der 90er Jahre schien es, als wäre die alte Theorie seiner Entstehung aus Dotterzellen, die von einer Reihe älterer Autoren aufrecht erhalten und unter andern auch von den Gebrüdern HERTWIG in deren »Cölomtheorie« (1881) angenommen worden war, fallen gelassen worden und hatte den zuerst von GRASSI (1884) und KOWALEWSKY (1886) entwickelten Auffassungen Platz gemacht, wonach der Mitteldarm ein Derivat des unteren Blattes oder des Entomesoderms darstellt. Diese Theorie ist durch die Arbeiten solcher Forscher wie HEIDER (1889), WHEELER (1889, 1893), CHOLODKOVSKY (1891), CARRIÈRE (1897) und vieler andrer vollauf bestätigt worden. — Indessen wurde von HEYMONS in einer Reihe seiner Arbeiten (1895 u. a. m.) ein neuer Gesichtspunkt aufgestellt, und zwar daß bei den Pterygota der Mitteldarm aus Auswüchsen des Stomo- und Proctodäums gebildet wird, d. h. daß der ganze Darm durchwegs ectodermal ist, während das Entoderm durch die Dotterzellen vertreten ist, welche bei allen höheren Insekten[1] keinerlei Anteil an dem Aufbau des Darmes nehmen. Zugunsten dieser Auffassung haben sich bis vor verhältnismäßig kurzer Zeit auch viele andre Autoren ausgesprochen, so RABITO (1898), LÉCAILLON (1898), SCHWARZE (1899), DEEGENER (1900), TOYAMA (1902), CZERSKI (1904) und FRIEDERICHS (1906). Außer der

---

[1] Mit Ausnahme der Odonaten: HEYMONS (1896a), TSCHUPROFF (1903).

Theorie von HEYMONS, welche man nur als eine gewisse Modification der früheren Auffassungen der Dotterzellen als Entoderm auffassen kann, sind noch zwei Versuche gemacht worden den Beweis dafür zu liefern, daß die Dotterzellen überhaupt an der Bildung des Mitteldarmepithels bei den Pterygota Anteil nehmen: die Urheber dieser Versuche sind DICKEL (1904) und SCHWANGART (1904, 1905).

Trotz der großen Anzahl von Arbeiten, insbesondere solcher zugunsten der ersteren Richtung, kann gegenwärtig doch dieser wie auch jener Gesichtspunkt als bereits abgetan angesehen werden und neuere, mit besonderer Sorgfältigkeit angestellte Untersuchungen veranlassen uns wieder zu der alten Auffassung von GRASSI, KOWALEVSKY u. a. zurückzukehren. Diese neueren Untersuchungen stammen von ESCHERICH (1900), NOACK (1901), SCHWANGART (1904), hauptsächlich aber von NUSBAUM und FULINSKI (1906, 1909) und HIRSCHLER (1906, 1909a u. b) her.

Wie NUSBAUM und FULINSKI dies nachgewiesen haben, hat HEYMONS einen Irrtum begangen, indem er dem Mitteldarm seinen Ursprung aus dem Boden des Stomodäum und Proctodäum zuschrieb, wobei er dessen vordere und hintere Anlage übersah, welche bei einigen Formen in der Tat mit den Enden des Vorder- und Hinterdarmes dicht verschmolzen sind, während der Ausgangspunkt für den Ursprung des Mesenterons doch immer von diesen beiden Anlagen plus dem unsrer diffusen Anlage entsprechenden »mittleren Strange« gebildet wird. Dasselbe fand bei den Coleoptera und Lepidoptera auch HIRSCHLER, welcher auf Grund seiner Befunde (gleich NUSBAUM und FULINSKI) die Möglichkeit einer Teilnahme der Dotterzellen an dem Aufbaue des Mitteldarmepithels, wie sie von SCHWANGART und DICKEL zugegeben wurde, auf das Entschiedenste von sich weist. Vergleichen wir unsre Beobachtungen an *Isotoma cinerea* mit den Angaben der drei obengenannten Autoren, so wird man annehmen müssen, daß die Entwicklung des Mitteldarmes auf Kosten des unteren Blattes eine Regel für alle Insekten darstellt, für die Pterygota sowohl, wie auch für die Apterygota; in typischen Fällen wird er aus drei Anlagen gebildet, aber dann ist der »mittlere Strang« oder die diffuse Anlage schwach entwickelt und ergibt nur Blutzellen, ohne sich an der Bildung des Mitteldarmes zu beteiligen (*Gryllotalpa*). — Mit einem Worte, wir kehren wieder zu den Ansichten von GRASSI, KOWALEVSKY und andrer zurück, indem wir nur die ihnen allein bekannten zwei Anlagen durch die dritte oder diffuse Anlage ergänzen, welche gleichzeitig auch die Blutzellen bildet.

Es muß hier darauf hingewiesen werden, daß ein ähnlicher Entwicklungsmodus des Mitteldarmes auch vielen andern Arthropoden eigentümlich ist. Was die Myriapoden betrifft, so wollen wir unter Übergehung der älteren Arbeiten darauf hinweisen, daß bei den Diplopoden die Entwicklung des Mesenterons aus Elementen des unteren Blattes in Gestalt zweier Anlagen schon vor langer Zeit durch CHOLODKOVSKY (1895) nachgewiesen worden ist, und daß die neueren Beobachtungen von LIGNAU (1911a) über *Polydesmus abchasius*, wie der Verfasser selbst hervorhebt, mit dem von NUSBAUM und FULINSKI und HIRSCHLER für die Insekten aufgestellten Schema durchaus übereinstimmen, und von demselben nur durch einige specielle Einzelheiten abweichen. Bei *Scolopendra* wird der Mitteldarm nach den Beobachtungen von HEYMONS (1901) aus einzelnen entodermalen Zellen gebildet, so daß hier nur von einer diffusen Anlage die Rede sein könnte; allein von dem Autor selbst wird an dem Ende des Proctodäum eine besondere »entodermale Scheibe« aus kubischen Zellen beschrieben und abgebildet (Fig. 49 in seiner Arbeit), welche, wie mir scheint, durchaus mit der hinteren Anlage des Mitteldarmes bei den Insekten verglichen werden kann.

Ein allgemeines Schema für die Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arachnoidea wurde zuerst von SCHIMKEWITSCH in dessen russischer Arbeit über die Entwicklung ihres Darmes (1898) gegeben und später in dessen Arbeit über die Entwicklung von *Thelyphonus* (1906): der Darm entsteht hier aus dem Meso-Entoderm in Gestalt zweier Anlagen, einer hinteren und einer diffusen, und zwar kann in einigen Gruppen die eine dieser Anlagen nur sehr schwach entwickelt sein oder selbst ganz fehlen. Dieses Schema hat durch die Arbeiten von MONTGOMERY (1909), HAMBURGER (1910) wie auch durch die letzte Arbeit von W. und L. SCHIMKEWITSCH über die Embryonalentwicklung der Tetrapneumones (1911) eine volle Bestätigung erhalten und kann trotz der ihm widersprechenden Beobachtungen von KAUTSCH (1909, 1910a) als fest begründet angesehen werden.

Was die Onychophora betrifft, so entsprechen die Angaben über die Entwicklung ihres Mitteldarmes einstweilen in keiner Weise dem für die Insecta, Myriopoda und Arachnoidea gültigen Schema. Die Embryologie dieser Gruppe kann übrigens, ungeachtet einer Reihe bisher vorliegender einschlägiger Arbeiten, noch bei weitem nicht als in genügender Weise erforscht angesehen werden. Ebenso verhält es sich mit den Crustacea, was sich vielleicht zum Teil dadurch erklären läßt, daß in letzterer Zeit Arbeiten erschienen sind, welche sich vorzugsweise auf Formen mit determinativen Furchungstypus beziehen, während über die Embryologie der andern Crustaceen meistenteils nur ältere Arbeiten vorliegen. Es muß hier indessen auf die Beobachtungen von J. WAGNER über *Neomysis* (1896) und von PEDASCHENKO über *Lernaea* (1899) hingewiesen werden, nach denen der Mitteldarm dieser Formen aus zwei entodermalen Anlagen hervorgeht, und zwar einer Anlage im Bereiche des Stomodäum und einer andern im Bereiche des Proctodäum, was sehr an die bei den Insekten vorliegenden Verhältnisse erinnert.

Wie dem nun auch sein mag, so wird man auf Grund der uns jetzt vorliegenden Angaben doch annehmen können, daß eine Entwicklung des Mitteldarmes aus Elementen des unteren Blattes höchstwahrscheinlich für alle Arthropoda die Regel bildet. Für die drei Klassen der luftatmenden Arthropoden gilt als ebensolche Regel auch die Entstehung des Mesenterons aus drei Anlagen: einer vorderen, einer hinteren und der diffusen, wobei die eine derselben (bisweilen sogar zwei) bei einigen Formen sehr schwach entwickelt sein oder sogar gänzlich fehlen kann, so zum Beispiel die vordere bei den Arachnoiden, die diffuse bei einigen Insekten. Die Entwicklung unsrer *Isotoma* stimmt ausgezeichnet mit diesem Schema überein.

Die Entwicklung des Nervensystems. In Anbetracht der frühen Anlage und der raschen Entwicklung des Nervensystems erreicht dasselbe, wie wir oben gesehen haben, gegen das Ende der dritten Entwicklungsperiode eine ziemlich weitgehende Differenzierung. Das erste Stadium der vierten Periode F (vgl. Fig. 53—55 *osg, n*) unterscheidet sich in bezug auf die Entwicklungsstufe des Nervensystems des Embryos in keiner Weise von dem Stadium E, welches wir schon früher beschrieben haben. Auf dem darauffolgenden Stadium G ist auch bei dem Nervensystem der Eintritt einer Reihe wesentlicher Veränderungen zu bemerken.

Vor allem fällt auf Schnitten durch Embryonen dieses Stadiums das Auftreten der fibrillären Nervensubstanz oder der sogenannten Punktsubstanz in die Augen (siehe Fig. 58, 59, 64, 65 — *pst*, ebenso auch auf andern). Dieselbe wird zuerst, wie bei den Pterygota, in dem dorsalen Teile eines jeden Ganglions angelegt, hierauf aber rasch von allen Seiten von Ganglienzellen umgeben. — Nach den Beobachtungen von HEYMONS (1897a) bei *Lepisma* verbleiben die Ganglienzellen auch nach der Bildung der fibrillären Substanz noch in dem ventralen Teil des Ganglions, so daß diese weiße Substanz hier von der Dorsalseite her nur mit einem dünnen Neurilemm bedeckt ist, wodurch sich

Lepisma von den Pterygota unterscheidet. Wie dies aus unsern Abbildungen hervorgeht, ist bei *Isotoma cinerea* die Anordnung der fibrillären Substanz und der Ganglienzellen im Nervensystem die gleiche wie auch bei den höheren Insekten, so daß die Collembola in dieser Beziehung den Pterygota näher stehen als *Lepisma*.

Weiterhin wird auf dem Stadium G auch das obere Schlundganglion aus seinen drei Abschnitten endgültig gebildet (Fig. 57, 58, 62 *osg*) und es geht die Verschmelzung der Kieferganglien (Mandibular —, erstes und zweites Maxillarganglion) zu einem gemeinsamen unteren Schlundganglion vor sich (Fig. 57, 58, 62 *usg*). Um dieselbe Zeit differenziert sich auch, wie bei den höheren Insekten, zwischen dem oberen und unteren Schlundganglion die Schlundcommissur (Fig. 58 *sks*). Das Nervensystem des Kopfes nimmt daher gegen das Ende des Stadiums G schon mehr oder weniger das dem erwachsenen Insekte zukommende Aussehen an. — Miss Claypole erwähnt die Anlage eines sympathischen Nervensystems bei *Anurida maritima*, welche indessen bald wieder verschwindet; eine solche Anlage habe ich bei *Isotoma* nicht beobachtet.

Die Brust- und Bauchganglien bieten auf dem Stadium G, abgesehen von der Anwesenheit der Fibrillarsubstanz, nichts Bemerkenswertes dar (Fig. 64 *ggl.th*; 59, 60 *ggl.abd*); ihr Bau bleibt auch auf dem darauffolgenden Stadium H unverändert (Fig. 65, 68, 70 *ggl.th*, 69 *ggl.abd*), indem sie auf diesen Stadien im allgemeinen schon das für die erwachsenen Tiere charakteristische Aussehen besitzen. Von dem Stadium H angefangen beginnt die Verschmelzung der Bauchganglien zu einer gemeinsamen Masse, deren hinteres Ende allmählig nach vorn verlagert wird. Als Schlußergebnis dieses Prozesses finden wir auf dem Stadium J (Fig. 73 *ggl.abd*) und bei der soeben aus dem Ei geschlüpften *Isotoma* (Fig. 37, wo dies besonders deutlich zu sehen ist), nur noch ein einziges Abdominalganglion, welches in den beiden ersten Abdominalsegmenten liegt. Wie wir bereits oben hervorgehoben haben, ist eine so scharfe ausgesprochene Differenzierung dieses Abdominalganglions von dem hinteren Thoracalganglion und seine verhältnismäßig bedeutende Länge durchaus nicht charakteristisch für die Mehrzahl der Collembola, sondern sie bleibt nur bei wenigen Formen dieser Ordnung erhalten.

Im allgemeinen wird man zugeben müssen, daß die Entwicklung des Nervensystems bei *Isotoma cinerea* von uns nur in ihren allgemeinsten und gröbsten Zügen untersucht worden ist, und daß viele Einzelheiten derselben (so z. B. der Ursprung der verschiedenen Commissuren, die Anlage und Differenzierung des Mittelstranges) noch ganz unaufgeklärt geblieben sind. Die Schuld hieran trägt zum Teil der bereits hervorgehobene Umstand, daß das Nervensystem auf den der dritten Entwicklungsperiode angehörenden Stadien schlechter als alle übrigen Gewebe des Embryos fixiert worden ist, und daß die Unvollständigkeit der auf den Anfang der Entwicklung des Nervensystems bezüglichen Angaben ein Verständnis der Einzelheiten in den späteren Stadien erschwerte. Jedenfalls weist alles von uns in dieser Hinsicht Festgestellte darauf hin, daß die Entwicklung des Nervensystems bei den Collembola genau nach dem gleichen Typus verläuft, wie bei den Pterygota und abgesehen vielleicht von irgendwelchen unwichtigen Einzelheiten nichts wesentlich Besonderes darbietet.

Die Entwicklung der Augen, von deren erstem Auftreten schon oben die Rede gewesen ist, lasse ich ganz unberücksichtigt, da mein Material seiner geringen Größe wegen für derartige Untersuchungen wenig geeignet war. Ebenso ist es mir nicht gelungen, etwas über die Entwicklung des Tentoriums und des Postantennalorganes festzustellen.

Die Derivate der Somiten. Von der Anlage der Somiten und ihrer Anzahl bei dem Embryo ist schon gelegentlich der Beschreibung der dritten Entwicklungsperiode die Rede gewesen. Ihre Differenzierung beginnt bedeutend später, erst auf dem Stadium G, und zwar sind auch hier, ebenso wie bei der Entwicklung des Nervensystems, fast gar keine besonderen Erscheinungen zu verzeichnen, welche die Collembola von den Pterygota unterscheiden, so daß dieser Prozeß offenbar bei allen Insekten in der gleichen Weise verläuft.

Auf dem Stadium F, mit welchem die vierte Entwicklungsperiode eingeleitet wird, weisen die Somiten noch ihren früheren Charakter auf und reichen, wie dies auf der Fig. 56 (*so*) zu sehen ist, noch immer in die Extremitäten herein (abd_1, $_3$, $_4$). Späterhin verliert der sich in die Extremität erstreckende Teil der Somiten den Zusammenhang mit seinem Rumpfabschnitt und ergibt die Muskulatur der Füße.

Auf dem Stadium G beginnt die Differenzierung der Somiten in jene Abschnitte, welche von HEYMONS (1895) erstmals genau festgestellt worden sind; um diese Zeit ist es indessen infolge der außerordentlich geringen Größe aller Elemente, zum Teil auch wegen ihrer ungenügenden Fixierung, außerordentlich schwer sich in allen Einzelheiten dieses Prozesses zurechtzufinden. Dabei fällt das Fehlen eines sogenannten Epineuralsinus in die Augen, wie er bei allen Pterygoten zwischen dem Nervensystem und dem Dotter vorhanden ist: bei den

Embryonen von *Isotoma* liegt das abdominale Nervensystem im Gegenteil die ganze Zeit hindurch dem Dotter dicht an (vgl. Fig. 59 u. 60). Es ist schwer zu sagen, ob dieser Umstand eine Folge der Fixierung darstellt, oder ob wir in ihm eine den Collembola zukommende Eigentümlichkeit vor uns haben: ich persönlich möchte mich eher für die erstere Annahme aussprechen. — Bei dem Übergange auf das Stadium H sind an der Stelle eines jeden Somiten nunmehr deutlich dessen Derivate zu sehen, d. h. die Muskulatur und der Fettkörper; aus deren Anordnung zu dieser Zeit läßt sich nun darauf schließen, daß der Differenzierungsprozeß der Somiten hier wie bei den Pterygota verläuft. Zu diesem Zwecke bedient man sich am besten solcher Querschnitte, wie sie in Fig. 68 und 69 dargestellt sind. Wir erblicken auf denselben vor allem die dem Ectoderm anliegenden latero-dorsalen Muskeln (*msk*), welche augenscheinlich aus den somatischen Wänden der Somiten hervorgehen; mehr medianwärts liegt der Fettkörper (*fk*) und noch näher zur Medianlinie die Anlage der ventralen Längsmuskeln (*vmp*): sowohl diese letztere Anlage, wie auch diejenige des Fettkörpers gehen aus dem medianen Bezirk derselben somatischen Wandung der Somiten hervor. Ihre splanchnische Wandung ergibt die Muscularis des Mitteldarmes (welche auf unsern Zeichnungen nicht abgebildet ist) und nimmt, wie wir dies später sehen werden, an der Bildung der Gonaden Anteil. Außer diesen Bildungen sind an dem äußersten dorsalen Abschnitte des bereits differenzierten und nach oben wuchernden Somiten auf dem Stadium H äußerst kleine aber deutlich hervortretende Elemente (*cbl*) zu bemerken. Wie dies aus andern Schnitten (Fig. 69) zu ersehen ist, nehmen dieselben augenscheinlich an der Bildung des Herzens (*hz*) Anteil, d. h. sie stellen Cardioblasten dar.

Wie aus den angeführten Bildern hervorgeht, erfolgt die Differenzierung der Somiten demnach nach dem gleichen Typus, wie dies auch bei den Pterygota der Fall ist: die splanchnische Wandung der Somiten ergibt die Darmmuskulatur und ist an der Bildung der Gonaden beteiligt, die somatische Wandung dagegen bringt die Körpermuskulatur hervor und in ihrem medianen Abschnitt auch den Fettkörper; an der Übergangsstelle der splanchnischen Wandung in die somatische werden diejenigen Elemente gebildet, aus denen das Herz hervorgeht. — Für ein eingehenderes Studium der Entwicklung aller dieser Organe war mein Material völlig ungeeignet; außerdem bot ein solches Studium in Anbetracht der Übereinstimmung der oben mitgeteilten Befunde mit den Angaben aus der Embryologie der höheren Insekten auch nur ein geringes Interesse.

Von großem Interesse ist die Entstehung eines weiteren Derivates der Somiten, welches bei den Pterygota fehlt, und zwar der tubulösen Kopfdrüsen. — Den früheren Erforschern der Collembola waren nur diese letzteren bekannt, allein späterhin waren durch die Arbeiten von Willem und Sabbe (1897), Folsom (1899), Willem (1901), Becker (1903) und Hoffmann (1904) im Kopfe dieser Insekten noch drei Paare ähnlicher Organe entdeckt worden. Das Gleiche ist später von mir (1905a, 1908) und Bruntz (1908) auch bei den Diplura und Thysanura festgestellt worden. Die meisten Kopfdrüsen der Apterygota weisen den gleichen Charakter auf, wie die der Pterygota, d. h. sie sind unzweifelhaft ectodermale Bildungen; eine Ausnahme hiervon bilden nur die obenerwähnten tubulösen Drüsen. Es wurde zuerst von Bruntz (1904a u. b) bei *Machilis* festgestellt, daß eine jede dieser Drüsen aus einem dünnwandigen Endbläschen (»saccule«) und einem langen, anfangs stark gewundenen Abschnitt, oder »labyrinthe« besteht, welcher in den Ausführgang übergeht; dabei wurde festgestellt, daß das Endbläschen in den Körper des Tieres eingespritztes ammoniakalisches Carmin abscheidet, das Labyrinth dagegen Indigocarmin. Auf Grund dieses Befundes kam Bruntz zu dem Schlusse, daß hier ebensolche »reins labiaux« vorliegen, wie sie auch bei andern Arthropoden (Crustacea, Diplopoda) angetroffen werden. Späterhin war es mir gelungen einen ähnlichen Bau dieser Drüsen auch bei *Campodea*, *Japyx*, *Machilis* und *Lepisma* nachzuweisen, d. h. bei fast allen Familien der Diplura und Thysanura, wobei ich schon damals hervorhob, daß wir es in diesen auch bei den Collembola vorhandenen tubulösen Drüsen, wie dies aus ihrem Bau und ihrer excretorischen Tätigkeit hervorgeht, mit Kopfnephridien des Labialsegmentes zu tun haben: die niederen Insekten und die Myriopoden (und zwar die Apterygota und die Diplopoda) behalten demnach in ihrem Kopfe noch Drüsen bei, welche nach dem Typus von Nephridien gebaut sind, wie dies bei den Crustacea und *Peripatus* der Fall ist, während die höher organisierten Tracheaten (die Chilopoda und die Pterygota) derselben bereits verlustig gegangen sind (1908).

Bis in die gegenwärtige Zeit hinein war diese Auffassung von einem Paare Kopfdrüsen bei den Apterygota ausschließlich auf die physiologischen Versuche mit Injektionen von ammoniakalischem und Indigo-Carmin begründet, wie sie von Bruntz und später auch von mir angestellt worden waren, ohne durch embryologische Befunde bestätigt zu sein. Durch die Embryologie von *Isotoma cinerea* wird die völlige Richtigkeit dieser Auffassung unzweifelhaft nachgewiesen. — Es mag hier bemerkt werden, daß bei den Collembola (und zwar bei *Tomocerus plumbeus*) das Vorhandensein eines ebensolchen dünnwandigen Abschnittes am Ende der tubulösen Drüse unabhängig von den Arbeiten von Bruntz und den meinigen auch von Hoffmann (1904) festgestellt worden ist, welcher diesen Abschnitt als Reservoir bezeichnet. Wir wollen für denselben die Bezeichnung eines Endbläschens beibehalten und den gewundenen Abschnitt der tubulösen Drüse (bis zu deren nicht secernierenden Ausführgang) einfach den Kanal nennen.

Die erste Anlage der tubulösen Drüse tritt schon sehr früh auf, lange vor der obenbeschriebenen Differenzierung der Somiten, und zwar auf dem Stadium E, dem letzten Stadium der dritten Entwicklungsperiode. Auf der Fig. 51 erblicken wir einen Schnitt durch das erste Maxillarsegment, dessen Somiten (*so*) sich in keiner Weise von den übrigen unterscheiden. Im Segmente der zweiten Maxillen dagegen (Fig. 52) trennt sich in jedem seiner Somiten auf dem Niveau des Ganglions ein Bläschen (*tdr*) mit deutlich ausgesprochener epithelialer Wandung ab, in dessen Höhlung gewöhnlich eine feinste Körnelung zu bemerken ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach befindet sich beim lebenden Embryo in diesem Bläschen irgendeine Flüssigkeit, welche beim Fixieren gerinnt, woher dann die erwähnte Körnelung hervorgerufen wird. Das Paar solcher Bläschen im Labialsegmente stellt nun die erste Anlage der tubulösen Kopfdrüsen dar.

Ebenso deutlich sind diese Gebilde im Bereiche des zweiten Maxillarsegmentes auch auf dem nächstfolgenden Stadium F zu sehen. Bei dem Übergange in das Stadium G treten in den Mundwerkzeugen, wie schon oben angedeutet wurde, starke Veränderungen auf; dieselben verwandeln sich in entotrophe Organe, weshalb auch die Topographie aller übrigen Organe des Kopfes einen etwas veränderten Charakter annimmt. Es ist um diese Zeit nicht so leicht die Anlage der tubulösen Drüse aufzufinden, doch tritt dieselbe nichtsdestoweniger auch hier namentlich auf etwas schrägen Schnitten ziemlich deutlich hervor. Der Teil eines solchen schrägen Schnittes durch den hinteren Teil des Kopfes (welcher auch das erste Fußpaar th_1 getroffen hat) eines Embryos auf dem Stadium G ist auf der Fig. 64 wiedergegeben. Auf derselben sehen wir wiederum ganz deutlich die Anlage der tubulösen Drüse (*trd*), welche ihren früheren Charakter in Gestalt eines geschlossenen epithelialen Bläschens beibehalten hat.

Eine merkliche Veränderung ihrer Gestalt tritt erst auf dem Stadium H ein, wobei die tubulösen Drüsen um diese Zeit auf Sagittalschnitten durch den lateralen Teil des Kopfes ganz besonders deutlich zu sehen sind. Wie dies auf unsrer Fig. 70 deutlich zu sehen ist, hat die Anlage einer jeden derselben nunmehr nicht mehr das Aussehen eines mehr oder weniger wie früher kugelförmigen Bläschens, sondern vielmehr eine retorten- oder flaschenförmige Gestalt, indem von dem breiteren oberen Teil (*etd*) ein enger Ausführgang (*ktd*) nach unten führt, welcher nach dem Ectoderm des unteren Teiles des Kopfes gerichtet ist. Es ist unschwer zu erkennen, daß wir es in der Enderweiterung (*etd*) mit der Anlage des Endbläschens der tubulösen Drüse zu tun haben, während der nach unten führende Gang nichts anders darstellt, als die Anlage des einstweilen noch geraden Kanals. — Die Ähnlichkeit der beide Teile der zukünftigen Drüse bildenden Elemente, wie auch der allmähliche Übergang der Enderweiterung in die Anlage des Kanals sprechen beide zweilfelos zugunsten der Annahme, daß sich diese beiden Bildungen aus derjenigen gemeinsamen Anlage entwickelt haben, welche auf den vorhergehenden Stadien das Aussehen eines runden Bläschens hatte, und zwar durch Verlängerung einer seiner Wandungen nach unten in Gestalt eines Ausführganges. Indem die Anlage des Kanals (*ktd*) um diese Zeit bloß an das Ectoderm herantritt, ohne eine Öffnung nach außen zu besitzen, so liegt keinerlei Anlaß, vor derselben einen ectodermalen Ursprung zuzuschreiben.

Auf dem Stadium J nimmt die Anlage des Kanals bereits eine gewundene Gestalt an; um dieselbe Zeit wird wahrscheinlich auch der nicht secernierende Ausführgang der Drüse gebildet. Es ist mir nicht gelungen die Art und Weise seiner Entstehung festzustellen, doch kann wohl kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß derselbe durch eine einfache Einstülpung des Ectoderms zustande kommt.

Die Art und Weise der Anlage und der Entwicklung der tubulösen Kopfdrüsen, und speciell die Herkunft ihres größten Teiles aus den Somiten, bestätigen durchaus die schon früher von mir ausgesprochene Auffassung von diesen Drüsen, als von erhalten gebliebenen Nephridien des Labialsegmentes. — Von Wichtigkeit ist auch der Umstand, daß nicht nur das ammoniakalisches Karmin ausscheidende Endbläschen (»saccule«) der Drüse ein Derivat des Somiten darstellt, sondern auch deren gewundener Kanal (labyrinthe«), welcher Indigocarmin ausscheidet. Dieses Verhalten steht in völliger Übereinstimmung mit dem, was uns von der Entwicklung der erhaltengebliebenen Nephridien bei andern Arthropoden bekannt ist, welche überall mit Ausnahme eines unbedeutenden Teiles des Ausführganges ausschließlich aus Mesoderm gebildet werden, d. h. aus dem Material der Somiten. — Für die Nephridien von *Peripatus* ist dies schon von SEDGWICK (1885—1888) festgestellt worden, während die ihm widersprechenden Angaben von Kennel (1885—1886) in der neueren Arbeit von Evans (1902), der sich mit den Beobachtungen des ersteren Autors einverstanden erklärt, keine Bestätigung erfahren haben. Ebenso verhält sich die Sache auch bei den Kopfnephridialdrüsen der Crustaceen: ich will hier nur auf die Beobachtungen von J. Wagner (1896) über die Entwicklung der Antennaldrüse von *Neomysis* hinweisen (in dieser Arbeit sind auch analoge Beobachtungen von Kingsley und Butschinsky über andre Crustaceen angeführt). Bezüglich der Coxaldrüsen bei den Arachnoideen genügt es auf die gleichen Beobachtungen von Brauer (1895) über den Scorpion hinzuweisen, mit welchen auch die Angaben von Schimkewitsch (1911) über den Charakter der Coxaldrüsen bei den Embryonen der Tetrapneumones übereinstimmen. Mit einem Worte, überall wo wir bei irgendwelchen Arthropoden Nephridien antreffen, zeigt die Entwicklung, daß nicht nur ihr Endbläschen einen Überrest des Cöloms darstellt, sondern daß fast das ganze Nephridium, mit Ausnahme des kurzen ausführenden Teiles, ein Derivat des Somiten bildet. — Die tubulösen Kopfdrüsen der Apterygota passen sich dieser Regel sehr gut an.

Was nun die übrigen Kopfdrüsen von *Isotoma* betrifft — die Speicheldrüsen, acinösen Drüsen und Wangendrüsen, — so sind dieselben bei dem Embryo fast bis zu seinem Ausschlüpfen aus dem Ei gar nicht zu bemerken. An ihrem ectodermalen Ursprunge läßt sich, trotz des Fehlens direkter diesbezüglicher Beobachtungen, indessen wohl kaum zweifeln: schon Becker (1903) war auf Grund des Studiums ihres Baues zu dem Schlusse gelangt, daß man alle diese drei Paare »als Derivate anfangs einfacher, einzelliger, zerstreut oder zusammengehäuft liegender Haut-Schmierdrüsen aufzufassen habe, wie wir sie in segmentaler Anordnung bei den übrigen Insekten antreffen«. Ich halte diesen Gesichtspunkt nur in bezug auf die zwei Paare von Drüsen — den acinösen und die Wangendrüsen — für völlig anwendbar, während die Speicheldrüsen der Collembola meiner Ansicht nach den Speicheldrüsen vieler Pterygota durchaus homolog sind. Diese Frage habe ich schon früher in einer andern Arbeit (1908) berührt.

Die Entwicklung der Genitalorgane. Im Verlaufe der zweiten und dritten Entwicklungsperiode behielt die Genitalanlage die ganze Zeit über die gleiche Lage bei, welche sie schon nach der Furchung und der Bildung des Blastoderms (Fig. 14 *g*) innegehabt hatte, d. h. sie stellte ein Zellhäufchen im Dotter näher zum Hinterende des Embryos dar (siehe Taf. XI u. XIII *g*). Bei dem Anfang der vierten Entwicklungsperiode, d. h. schon auf dem Stadium F, tritt auch in der Genitalanlage eine Veränderung ein.

Auf diesem Stadium beginnt das Auseinanderweichen der einzelnen Zellen der Genitalanlage, welche bis dahin ziemlich beieinander gelegen hatten, deren Austritt aus dem Dotter und das Eindringen in die Gewebe des Embryos. Am deutlichsten tritt dieser Prozeß auf Frontalschnitten durch das Abdominalende des Embryos hervor: ein solcher ist in unserer Fig. 56 abgebildet. — Wir sehen hier im Dotter außer den Dotterkernen (*dk*) wie früher auch die Genitalanlage (*g*), allein von diesen verläuft zu den dem Dotter anliegenden Somiten der Abdominalsegmente gleichsam ein Strahl oder ein Strom einzelner Genitalzellen, in welche diese Anlage zerfällt. Die Fig. 56 stellt einen etwas schrägen Schnitt dar, auf dem die Somiten nur links getroffen sind, weshalb der Strom der einzelnen Genitalzellen von der Genitalanlage aus auch nur nach der linken Seite gerichtet ist. Auf mehr geraden, völlig frontal geführten Schnitten bemerkt man, daß ein Teil der Zellen der Genitalanlage sich durch den Dotter hindurch in die Somiten der einen Seite, der andre Teil in die Somiten der entgegengesetzten Seite begibt, und diese Wanderung dauert während des ganzen Stadiums F und sogar noch ganz am Anfange des darauffolgenden Stadiums G an, und zwar so lange bis die ganze Genitalanlage zerfallen ist und alle ihre Zellen den Dotter verlassen haben und in die Gewebe des Embryos eingedrungen sind. Natürlich lassen sich solche Bilder nur dadurch erklären, daß auf dem Stadium F die Zellen, aus denen bis dahin die Genitalanlage bestanden hatte, anfangen sich aktiv (wahrscheinlich amoeboid) zu bewegen, die einen nach rechts, die andern nach links, bis sie alle aus dem Dotter in die Somiten herübergewandert sind.

Wie aus der Fig. 56 zu ersehen ist, erfolgt das Eindringen der Genitalzellen nicht in alle abdominalen Somiten, sondern nur in diejenigen, welche am nächsten von der Genitalanlage liegen, d. h. in die Somiten des dritten und vierten Abdominalsegmentes (*so*). Nur in den Somiten dieser zwei Segmente kann man zu Beginn des Stadiums G, wenn der Dotter endlich keine Genitalelemente mehr enthält, Genitalzellen antreffen. Wie man dies auf Querschnitten durch das hintere Ende des Embryos (so z. B. auf der einen solchen Schnitt durch das dritte Abdominalsegment darstellenden Fig. 60) deutlich zu erkennen ist, dringen die Genitalzellen (*gz*) in die viscerale Wandung der Somiten ein und verbleiben in derselben, um späterhin hier die Gonaden zu bilden. Von den Elementen der Somiten selbst unterscheiden sich diese Zellen sehr scharf, und zwar erstens durch ihre etwas bedeutendere Größe und dann auch durch die hellere Färbung, namentlich des Kernes. Letzteres hat, wie dies bei stärkeren Vergrößerungen leicht festzustellen ist (vgl. Fig. 61, welche die Genitalzellen bei 1100facher Vergrößerung darstellt), seinen Grund in der geringen Menge von Chromatin in den Kernen. Durch das gleiche Merkmal unterscheiden sich auch nach Heymons (1895, 1897a) die Genitalzellen von den somatischen bei *Lepisma* und den Orthopteren und diese Eigentümlichkeit kommt wahrscheinlich auch vielen anderen Insekten zu [siehe die Beobachtungen von Schwangart (1905) über Lepidopteren, von Hasper (1911) über *Chironomus* u. a. m.].

Bei ihrer Verlagerung aus dem Dotter in die Somiten verlieren die Genitalzellen indessen nicht ihre Befähigung zur aktiven Bewegung und diese letztere hält auch noch in den Somiten an. — Gegen das Ende des Stadiums G sind in den Somiten des vierten Abdominalsegmentes schon viel weniger Genitalzellen zu bemerken als früher, dafür finden wir sie nunmehr nicht mehr allein in diesem und in dem dritten Segmente, sondern auch in dem zweiten, wo bis dahin keine anzutreffen waren. Auf dem darauffolgenden Stadium H sind in dem vierten Abdominalsegmente gar keine Genitalzellen mehr zu finden, dagegen kann man dieselben nunmehr nicht nur in den Somiten des zweiten, sondern auch schon in denjenigen des ersten Abdominalsegmentes antreffen (siehe den Schnitt durch letzteres auf Fig. 69 *gz*). Mit einem Worte, die Genitalzellen, welche sich anfänglich nur in den Somiten des vierten und dritten Segmentes konzentrieren, können späterhin im ersten bis dritten Abdominalsegment angetroffen werden, was natürlich nur durch ein aktives Kriechen derselben nach vorn erklärt werden kann. Hiermit nimmt die Bewegung der Genitalzellen ein Ende und auf dem Stadium H werden aus ihnen in den drei ersten Abdominalsegmenten die Gonaden gebildet.

Auf dem in Fig. 67 dargestellten Frontalschnitt durch das hintere Ende des Abdomens sehen wir bereits die zwei ausgebildeten Gonaden (*gon*). Beide besitzen keinerlei Höhlung in ihrem Innern, sondern sie stellen eine kompakte Anhäufung von Genitalzellen dar, welche gewöhnlich von äußerst zarten und durchaus nicht immer bemerkbaren Zellen umgeben sind, die aus jener splanchnischen Wandung der primären Segmente hervorgehen, in welche die Genitalzellen aus dem Dotter eingedrungen waren. Diese aus den Somitenwandungen hervorgegangenen Elemente (welche auf unsrer Zeichnung nicht abgebildet sind) stellen augenscheinlich die Follikelzellen der

Gonade dar. — Wie dies auf derselben Fig. 67 zu sehen ist, geht von dem hinteren Ende einer jeden Gonade der Genitalgang (*gd*) ab, welcher durch das ganze vierte Segment verläuft. Seine Lage und sein Bau lassen erkennen, daß er aus der gleichen visceralen Wandung der Somiten des vierten Abdominalsegmentes hervorgeht, in welche zuvor die Genitalzellen aus dem Dotter eingedrungen sind. Für die Pterygota ist es charakteristisch, daß ihre Genitalgänge ursprünglich (gleich den Gonaden) kompakt erscheinen: wie sich die Sache bei *Isotoma cinerea* verhält, wage ich wegen der außerordentlich geringen Größe des Gebildes nicht zu sagen. Ebenso ist es mir nicht gelungen, irgendwelche Aufklärung über die Verbindung der Genitalgänge der rechten und der linken Seite miteinander zu schaffen, wie auch über die Anlage des unpaaren Endabschnittes des Genitalapparates, welcher bei den Pterygota aus dem Ectoderm hervorgeht.

Ein solches Aussehen bewahrt der Genitalapparat auch noch bis zu dem Ausschlüpfen der *Isotoma* aus dem Ei bei: in den drei ersten Abdominalsegmenten ist ein Paar kompakter Gonaden angeordnet, welche ventral vom Darme liegen (wodurch sich die Apterygota von den Pterygota unterscheiden), im vierten Segmente dagegen das Paar von den Gonaden nach hinten auslaufender Genitalgänge, welche mit der Follikelwand der Gonade einen gemeinsamen Ursprung besitzen, d. h. sich gleich dieser aus der splanchnischen Wand der Somiten entwickeln. Der unpaare Endabschnitt des Genitalapparates war weder auf dem Stadium J noch bei den soeben ausgeschlüpften Larven irgendwie zu bemerken, was indessen noch nicht für ein Fehlen desselben spricht, sondern vielmehr für die Zerstörung dieses zarten Gebildes bei der Fixierung zu erklären ist: wenigstens hat Miss CLAYPOLE bei *Anurida* einen ectodermalen Ausführgang beobachtet, welcher durch eine Einstülpung am hinteren Ende des fünften Abdominalsegmentes gebildet wird.

Es muß hier auf den Unterschied in dem Bau der Gonaden bei soeben ausgeschlüpften Larven mit demjenigen bei der erwachsenen Form hingewiesen werden. Bekanntlich ist für die Familie der Entomobryidae, zu der unsre *Isotoma* gehört, das Vorhandensein doppelter Gonaden charakteristisch, von denen eine jede aus zwei Lappen gebildet ist — einem Lobus externus und einem Lobus internus, wie sie seinerzeit von TULLBERG (1871) bezeichnet worden sind. Außerdem verlaufen diese Gonaden gewöhnlich bis zum Ende des vierten Abdominalsegmentes, an dessen Grenze mit dem fünften die Vereinigung ihrer kurzen paarigen Ausführgänge (oviductus oder Vasa deferentia) miteinander zu einem gemeinsamen unpaaren Gang (Vagina oder Ductus ejaculatorius) denn auch stattfindet.

In der niedersten Familie der Collembola, den Poduridae, sind die Gonaden dagegen einfach und enden etwas früher, gewöhnlich schon im Anfange des vierten Abdominalsegmentes. — Der Bau der Gonaden bei den soeben ausgeschlüpften Tierchen hat demnach viel mehr Ähnlichkeit mit deren Bau bei den niedersten Collembolen, den Poduridae, deren Stadium sie um diese Zeit gleichsam durchlaufen, während die für die Familie der Entomobryidae charakteristischen Eigentümlichkeiten erst später auftreten. In dieser Beziehung vermag ich die Beobachtungen von WILLEM (1900) über die postembryonale Differenzierung der Gonaden bei den Collembola durchaus zu bestätigen, wonach deren Entwicklung in diesen beiden Familien von einem gemeinsamen Anfangsstadium ausgeht. Auf die rein äußerliche Ähnlichkeit einer aus dem Ei geschlüpften *Isotoma* mit den Vertretern von solchen Gattungen, wie *Achorutes* und *Onychiurus* (*Lipura*), hat schon PACKARD in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Isotoma walckerii* hingewiesen.

Im großen ganzen erinnert die Entwicklung der Genitalorgane von *Isotoma cinerea* außerordentlich an den gleichen Vorgang bei den höheren Insekten, wo er erstmals von HEYMONS (1891, 1895) eingehend studiert worden ist, dessen Beobachtungen dann auch von späteren Forschern bestätigt wurden. Wie bei *Isotoma*, so ist auch bei vielen Pterygota eine sich früh differenzierende und von den Keimblättern unabhängige Genitalanlage vorhanden, deren Zellen bei einigen Formen ebenfalls auf rein aktive Weise aus dem Dotter in die Gewebe des Embryos herein und wiederum aktiv aus den hinteren Somiten in die vorderen herüberwandern. Das Eindringen der Genitalzellen erfolgt gleich wie bei unsrer *Isotoma* in die splanchnische Wandung des Somiten und zwar in den Abschnitt derselben, welchen HEYMONS die Geschlechtsleiste genannt hat. Endlich sind auch die paarigen Genitalgänge der Pterygota Derivate der Somiten, indem sie sich aus der visceralen Wandung der hinteren Somiten entwickeln. Letzterer Umstand macht, worauf schon mehrfach hingewiesen worden ist, die Annahme ziemlich wahrscheinlich, daß wir es in ihnen mit den Nephridien homologen Gebilden zu tun haben. Die hier oben beschriebene Entwicklung der Kopfnephridien von *Isotoma* spricht ebenfalls durchaus zugunsten einer solchen Annahme. — Der einzige Unterschied der Apterygota von den Pterygota besteht darin, daß bei ersteren kein Zusammenhang zwischen der Gonadenanlage und dem Pericardialseptum vermittelst der sogenannten »Endfadenplatte« vorhanden ist. Es läßt sich dies natürlich dadurch erklären, daß bei den niederen Insekten, ebenso wie auch bei den Diplopoden, die Gonaden ventral vom Darme liegen, bei den höheren Insekten und den Chilopoden dagegen dorsal von demselben.

Wenn unsre Beobachtungen demnach mit den Erscheinungen aus der Entwicklung der Genitalorgane der Pterygota übereinstimmen, stehen sie anderseits vielfach im Widerspruch mit den Beobachtungen von Miss CLAYPOLE über die Entwicklung der Genitalorgane bei *Anurida maritima*. Da diese letzteren bis jetzt die einzigen Angaben über die Entwicklung der Genitalorgane bei den Collembolen darstellen, werden wir ausführlicher bei denselben verweilen müssen.

Nach den Beobachtungen von Miss CLAYPOLE bilden sich die Genitalzellen bei den Embryonen von *Anurida* in den Wandungen der Somiten des zweiten und dritten Abdominalsegmentes, wobei ihr Schicksal ein zweifaches sein kann. — In dem einen Falle verbleiben sie in dem Somiten selbst, vermehren sich in demselben und ergeben die Gonade, welche anfangs durch die splanchnische Schicht des Mesoderms von dem Dotter abgeteilt ist. Im andern Falle verläßt eine solche Zelle den Somiten und verwandelt sich in ein Zellhäufchen zwischen Mesoderm und Dotter: ein Teil dieser Anhäufung (»stationary germ cells«) bleibt wie zuvor an dieser Stelle, ein andrer Teil (»migrating germ cells«) wandert in den Dotter. Hierauf trat in den Beobachtungen des Autors eine Unterbrechung ein, allein er behauptet, daß auch aus dieser Zellenanhäufung ihrerseits Gonaden gebildet werden (vielleicht männliche, im Gegensatz zu den auf die erstere Weise entstehenden weiblichen? — diese Frage ist ganz unaufgeklärt geblieben). Die aus dem Ei ausschlüpfende *Anurida* besitzt demnach eine Gonade, in deren Höhlung Dotter enthalten ist, der für die Ernährung der Genitalelemente verwendet wird; außerdem gerät er auch in die Blutkörperchen, fehlt dagegen gänzlich in dem Mitteldarme, welcher wie bei den Diplopoden keinen Dotter enthält.

Die guten Zeichnungen, welche diese ziemlich unklare Beschreibung illustrieren, gestatten es sich in den Beobachtungen von Miss CLAYPOLE zurechtzufinden und das richtige von dem irtümlichen zu unterscheiden. — Der erste Entwicklungsweg der Genitalzellen in den Somiten und die hier vor sich gehende Entstehung der Gonaden aus denselben (Fig. 50, 52, 53, 58) in der Arbeit von Miss CLAYPOLE stimmen völlig mit dem überein, was wir bei der Entwicklung von *Isotoma cinerea* kennen gelernt haben. Auf den Zeichnungen Fig. 55—57 dagegen, welche den zweiten Entwicklungsweg der Genitalzellen außerhalb der

Somiten und ihr Eindringen in den Dotter verdeutlichen, erkennen wir nichts andres, als das schon früher von uns beschriebene Auseinanderkriechen der Zellen der bis dahin in dem Dotter eingeschlossenen Genitalanlage und ihr Eindringen in die abdominalen Somiten. Der Irrtum von Miss CLAYPOLE bestand darin, daß sie von der Entstehung der Genitalzellen aus den Wandungen der Somiten überzeugt war, weshalb sie das Auseinanderkriechen der Zellen der Genitalanlage und ihr Eindringen in die Somiten für die von ihr beschriebene zweite Entwicklungsweise der Genitalzellen außerhalb der Somiten angesehen hat. In Wirklichkeit stellen ihre Fig. 50—58 jene einzige Entwicklungsweise der Gonaden dar, wie sie auch bei unsrer *Isotoma* vorliegt: die Fig. 55—57 beziehen sich auf die erste Phase dieses Prozesses, das Hineindringen der Zellen der Genitalanlage aus dem Dotter in die Somiten, die übrigen Figuren dagegen auf die zweite Entwicklungsphase, d. h. auf die in diesen Somiten vor sich gehende Bildung der Gonaden. — Diese Zeichnungen können unter anderm auch als Beweis dafür gelten, daß eine ebensolche Genitalanlage wie bei *Isotoma* wahrscheinlich auch bei vielen andern Collembola vorhanden ist, unter andern auch bei *Anurida maritima*.

Was den Dotter in den Gonaden des ausgeschlüpften Tieres betrifft, so habe ich bei *Isotoma* nichts derartiges bemerkt. Es wäre zu kühn auf Grund meiner Beobachtungen dessen Anwesenheit in den Gonaden von *Anurida* direkt widersprechen zu wollen, doch muß ich immerhin bemerken, daß auch diese Beobachtung von Miss CLAYPOLE mir zweifelhaft erscheint. Miss CLAYPOLE färbte ihre Präparate mit Orange-G, welches nicht nur den Dotter färbt, sondern auch noch alle möglichen oxyphilen (albuminoiden) Körner, wie sie bei den Collembola ziemlich stark verbreitet sind [bezüglich dieser Körner vgl. eine meiner früheren Arbeiten (1906)]. Auf der Fig. 64 der Arbeit von Miss CLAYPOLE sind unzweifelhaft solche Körner abgebildet (*f.g*), allein der Autor hält auch sie für Überreste des Dotters. Vielleicht waren derartige Dotterkörnchen auch in den Genitalorganen der aus dem Ei geschlüpften *Anurida* enthalten?

Die Beobachtungen von Miss CLAYPOLE einer kompakten Mitteldarmanlage wie bei den Diplopoda und des Fehlens von Dotter in deren Höhlung beruhen, wie dies aus eben dieser Fig. 64 zu ersehen ist, auf schwerem Irrtum, indem auf dieser Figur der Mitteldarm gerade noch dicht mit Dotter angefüllt abgebildet ist. In seinem Texte bezeichnet der Autor ihn als “a large irregular sac filled with yellow material” und bringt ihn in irgendeinen (mir nicht ganz verständlichen)

Zusammenhang mit dem Genitalapparat. — Mit einem Worte, alle (dabei sehr sorgfältig ausgeführten) Zeichnungen in der Arbeit von Miss CLAYPOLE sprechen in der entschiedensten Weise gegen alles, was dieser Autor in derselben über die Entwicklung des Genitalapparates mitteilt, und man kann aus denselben, im Gegensatz zu den Angaben des Autors, darauf schließen, daß seine Entwicklung bei *Anurida* ebenso verläuft, wie bei *Isotoma*, d. h. nach dem gleichen Typus, wie dies sowohl bei den Pterygota, als auch bei den Apterygota der Fall ist.

Bei der Entwicklung der Gonaden von *Anurida* differenziert sich in diesen schon frühe eine schmale »cephalic elongation« oder ein Ligament, welches eine Fortsetzung der Gonade nach vorn bildet und, ohne Genitalzellen in sich zu enthalten, nur aus mesodermalen Elementen besteht. Miss CLAYPOLE erblickt in diesem Gebilde den Überrest des Genitalganges der Gonade, welcher einstmals, wie dies noch jetzt bei den Symphyla und Diplopoda der Fall ist, im ersten Abdominalsegmente ausmündete.

Bei unsrer *Isotoma* ist ein solches Verhalten nicht vorhanden, doch scheint mir diese Annahme nichtsdestoweniger recht glaubwürdig. Die Theorie von dem Vorhandensein zweier Paare Genitalöffnungen bei den Vorfahren der Insekten, und zwar einer am Ende des Abdomens, der andern im vierten Rumpfsegmente, war schon längst von GRASSI (1888) aufgestellt worden, welcher zu deren Bekräftigung auf das Vorhandensein einer Zone besonderer Härchen zwischen den rudimentären Füßen des ersten Abdominalsegmentes von *Campodea* hingewiesen hatte, die ein sekundäres Geschlechtsmerkmal des Männchens darstellt. Späterhin war es mir gelungen, bei dieser Form das Vorhandensein von Anhäufungen eigenartiger einzelliger Drüsen unter den erwähnten Härchen nachzuweisen, welche ebenfalls nur bei den Männchen vorhanden waren (1905a). — Wenn wir diese Tatsachen mit den Beobachtungen von Miss CLAYPOLE über die frühe Anlage des Ligaments bei *Anurida* vergleichen, so werden wir der Theorie von GRASSI einen beträchtlichen Grad von Wahrscheinlichkeit zusprechen müssen.

VII. Allgemeiner Teil.

1. Über die frühzeitige Sonderung der Genitalanlage bei den Insekten.

Vor 20 Jahren sind in dem klassischen Lehrbuche der Embryologie der wirbellosen Tiere von KORSCHELT und HEIDER (1892) nur zwei Fälle frühzeitiger Sonderung der Genitalanlage bei den Insekten angeführt worden, und zwar bei den Diptera und bei den Aphidae; diese Fälle waren schon im Jahre 1866 von METSCHNIKOFF entdeckt und hierauf von einer Reihe späterer Autoren bestätigt worden. Auch die Verfasser zweier spezieller Untersuchungen über die Entwicklung der Genitalorgane bei den Insekten, welche fast gleichzeizig mit dem oben erwähnten Lehrbuche erschienen, und zwar HEYMONS (1891) und WHEELER (1893) hielten die Annahme von einem mesodermalen Ursprung der Genitalzellen der Insekten, wie dies auch bei den Anneliden der Fall ist, aufrecht. Gegenwärtig sind jedoch schon so viele Fälle einer frühzeitigen, von den Keimblättern unabhängigen Sonderung dieser Zellen beschrieben worden, daß man wohl eher diese Entstehungsweise als die Regel und die Fälle einer mesodermalen Entstehung als Ausnahmen ansehen kann, statt des umgekehrten Verhaltens.

Im Jahre 1895 stellte HEYMONS die frühzeitige Entstehung der Genitalanlage bei *Forficula* und den Orthopteren fest, wobei er seinen früheren Standpunkt aufgab und nunmehr annahm, daß die Genitalzellen Bildungen sui generis darstellen und keinem der Keimblätter angehören. Nach den späteren Untersuchungen des gleichen Autors (1896a, 1897a) findet eine ebenso frühe Absonderung dieser Zellen auch bei *Lepisma* und vielleicht auch bei den Odonaten statt.

Etwas später fand LÉCAILLON (1898) die gleichen Verhältnisse auch bei der Entwicklung der Chrysomeliden, was späterhin durch FRIEDERICHS (1906), HIRSCHLER (1909b) und HEGNER (1901) bestätigt worden ist. Eine frühzeitige Anlage der Genitalanlage hält auch SALING (1907) bei *Tenebrio molitor* für sehr wahrscheinlich.

Für die Schmetterlinge war das gleiche Verhalten schon in der alten Arbeit von WOODWORTH über die Entwicklung von *Vanessa antiopa* (1889) beschrieben, hierauf dann auch von SCHWANGART (1905) bei *Endromis*, *Sphinx* und *Zygaena* nachgewiesen worden. — Hierher gehören auch die Beobachtungen von PETRUNKEWITSCH über die Entstehung der Genitalzellen bei den Drohnen (1903), obgleich der von ihm beschriebene Fall (Herkunft aus den Richtungskörperchen) ganz vereinzelt unter allen andern Fällen dasteht.

Bei *Isotoma cinerea* ist die Genitalanlage, wie wir oben gesehen haben, zu der Zeit, wo das Ei sich mit dem Blastoderm umgibt, schon völlig deutlich abgesondert, wobei die Differenzierung dieses letzteren in die primären Keimblätter erst später vor sich geht. Diese Anlage verbleibt hier lange Zeit hindurch in Gestalt eines selbständigen Zellhäufchens im Dotter und erst zu Beginn der vierten Entwicklungsperiode erfolgt das Eindringen der Genitalzellen in die Somiten. — Oben ist auch schon darauf hingewiesen worden, daß die gesamte Genitalanlage sehr möglicherweise aus einer bestimmten Zelle des

16- oder 32zelligen Stadiums hervorgeht, obgleich es mir nicht gelungen ist, dies völlig genau festzustellen. Sollte diese Annahme der Wirklichkeit entsprechen, so würden wir bei *Isotoma cinerea* eine ebenso frühzeitige Sonderung der Genitalanlage vor uns haben, wie die kürzlich von HASPER bei *Chironomus* (1911) beschriebene. — Die Vergleichung der früheren Angaben über die Entwicklung der Collembola mit der Embryologie unsrer *Isotoma* endlich gestattet es uns anzunehmen, daß bei einigen andern Vertretern dieser Ordnung eine ebenso frühzeitige Absonderung der Genitalanlage stattfindet, wie bei dieser Form.

Die Collembola schließen in dieser Hinsicht die Reihe ähnlicher Fälle in andern Gruppen und man kann jetzt mit vollem Rechte behaupten, daß es nicht eine einzige größere Ordnung von Insekten mehr gibt, in welcher nicht wenigstens ein oder mehrere Fälle einer Absonderung der Genitalzellen vor der Differenzierung der Keimblätter und unabhängig von diesen bekannt wären. — In dieser Frage entbehren die negativen Befunde, mehr als irgendwo anders, irgendwelcher Bedeutung: sind bei dem Embryo irgendeines Insektes Genitalzellen erst nach erfolgter Bildung der Somiten bemerkt worden, so wird man, gestützt auf eine Reihe entgegengesetzter positiver Befunde, viel eher annehmen können, daß entweder der betreffende Autor diese Zellen auf früheren Entwicklungsstadien nicht beachtet hat, oder aber daß diese Zellen um diese Zeit noch nicht von den übrigen Zellen zu unterscheiden sind. Beide Annahmen sind durchaus zulässig: man braucht sich nur daran zu erinnern, welch große Rolle bisweilen diese oder jene Methode der Fixierung und Färbung spielt, ohne welche gewisse Einzelheiten des Baues ganz unbemerkt bleiben, um die erstere Annahme selbst für die Arbeiten der hervorragendsten Autoren für durchaus möglich anzusehen. Was nun die zweite Annahme betrifft, so sind angesichts des Vorhandenseins morphologisch nicht zu unterscheidender »physiologischer« Arten, Fälle einer völligen äußerlichen Übereinstimmung bereits differenzierter Genitalzellen mit den sie umgebenden somatischen Zellen gewiss mehr als möglich.

Gegenwärtig sind wir, wie mir scheint, durchaus in der Lage, die Frage über die Herkunft der Genitalzellen bei den Insekten in folgender Weise zu formulieren: als Regel für alle Insekten gilt eine Sonderung der Genitalzellen noch vor der Differenzierung der Keimblätter aus den Zellen des Blastoderms, bisweilen sogar aus bestimmten Furchungszellen; in einigen Fällen werden die wahrscheinlich bereits zuvor differenzierten

Genitalzellen erst in den Wandungen der Somiten bemerkbar.

Höchstwahrscheinlich wird sich diese Formulierung indessen nicht nur auf alle Insekten, sondern auch noch auf andre Klassen der Arthropoden anwenden lassen. Es mag hier auf zahlreiche diesbezügliche, die Crustaceen betreffende Angaben hingewiesen sein, und zwar auf die Beobachtungen von GROBBEN (1879), SCHIMKEWITSCH und PEDASCHENKO (1893, zitiert nach SCHIMKEWITSCH), J. WAGNER (1896), HÄCKER (1897) und PEDASCHENKO (1899), welche Vertreter der verschiedensten Ordnungen dieser Klasse zum Gegenstande haben. Für die Arachnoideen liegen ganz analoge Angaben vor, und zwar bezüglich der Phalangiden [FAUSSEK (1891) und eine Berichtigung dieser Beobachtungen von SCHIMKEWITSCH (1898)], des Scorpiones [BRAUER (1894)] und *Solpuga* [HEYMONS (1905)]; es mag hier auch auf die interessanten Betrachtungen von SCHIMKEWITSCH (1906) bezüglich der Bedeutung des Cumulus primitivus bei den Spinnen hingewiesen werden. Eine frühzeitige Sonderung der Genitalanlage ist endlich auch bei einem Vertreter der Myriopoda sehr wahrscheinlich, und zwar für *Scolopendra*, nach den Beobachtungen von HEYMONS (1901). Gar keine diesbezüglichen Angaben liegen für die Onychophora vor, deren Entwicklung, trotz einer recht beträchtlichen Menge von Arbeiten, noch nicht erschöpfend aufgeklärt ist.

Eine frühzeitige und von den Keimblättern unabhängige Sonderung der Genitalanlage bildet demnach die Regel nicht nur für alle Insekten, sondern wohl auch für alle Arthropoden überhaupt, und wir haben diese Erscheinung als eine primäre anzusehen, worauf unter andern auch schon HEYMONS (1895), J. WAGNER (1896) und PEDASCHENKO (1899) hingewiesen haben.

Eine Besprechung der Frage nach der Entwicklung der Genitalzellen in andern Typen des Tierreiches geht über die Grenzen der vorliegenden Arbeit hinaus, doch kann ich trotzdem nicht umhin darauf hinzuweisen, daß eine Verbreitung unsrer Auffassung auf sämtliche Metazoa mir am wahrscheinlichsten und als am besten mit allem dem in Übereinstimmung erscheint, was uns überhaupt über die Genitalzellen und deren Beziehungen zu den somatischen Zellen bekannt geworden ist. Allerdings sind in andern Typen viel weniger derartige Fälle bekannt [ich führe hier keine Aufzählung derselben an, da eine Zusammenstellung der diese Frage berührenden Angaben in der zweiten Auflage des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER (1902) enthalten ist], doch ist dabei Folgendes zu berücksichtigen. Erstens sind diese

Fälle über das gesamte Tierreich zerstreut, indem sie bei so weit voneinander stehenden Tieren angetroffen werden, wie *Sagitta*, *Ascaris*, den Teleostei und Selachia, den Mollusca und augenscheinlich auch bei den Coelenterata. Zweitens bedarf diese Frage in Bezug auf eine ganze Reihe von Formen, über deren Entwicklung wir nur Arbeiten besitzen, die um 20—30 Jahre zurückliegen, unbedingt einer erneuten Untersuchung. Daß eine solche, mit Hilfe neuerer Methoden ausgeführte Nachprüfung älterer Befunde sehr wichtige Resultate ergeben kann, ersieht man aus dem Vergleiche dessen, wie viele Fälle einer frühzeitigen Sonderung der Genitalanlage bei den Insekten bis zu dem Jahre 1895 bekannt waren, und wie viele wir deren jetzt kennen.

Wir haben uns hier eingehender mit dieser Frage beschäftigt, obgleich die Auffassung von der primären Natur einer frühzeitigen Sonderung der Genitalanlage schon recht viele Anhänger zählt, und zwar zum Teile aus dem Grunde, weil Erwiderungen gegen diese Anschauung gerade in einigen Arbeiten über die Embryologie der Arthropoden ausgesprochen wurden. Diese Erwiderungen erfordern eine etwas eingehendere Besprechung.

Wir haben bereits bemerkt, daß HEYMONS in seiner Arbeit über die embryonale Entwicklung der Dermaptera und Orthoptera (1895) die Theorie von der Unabhängigkeit der Genitalzellen von den Keimblättern sowohl für die Insekten wie auch für das gesamte Tierreich aufrecht erhalten will. In seinen späteren Arbeiten teilt er eine Reihe neuer Beispiele ähnlicher Art mit, allein in einer seiner letzten Arbeiten scheint er meiner Ansicht nach seine Auffassung wiederum schroff zu ändern, indem er schreibt: »Es unterliegt keinem Zweifel, daß es bei den letztgenannten Insekten« (mit frühzeitiger Sonderung der Genitalanlage) »wohl erst sekundär zu einer solchen Beschleunigung in der deutlichen Absonderung und Differenzierung der Fortpflanzungszellen gekommen sein wird, denn die Verlegung der Genitalzellenbildung in die frühesten Stadien des Embryonallebens hinein, kann unmöglich als eine ursprüngliche Eigenschaft aufgefaßt werden.« (1901, S. 186). — Mir ist die Ursache dieses neuen Gesichtspunktes des Autors um so weniger verständlich, als derselbe bei den Embryonen der gleichen *Scolopendra*, auf welche sich diese Arbeit bezieht, das Vorhandensein eines besonderen Zellhäufchens am hinteren Ende der Keimscheibe für sehr wahrscheinlich hält, dessen Elemente sich zur Zeit der Keimblätterbildung differenzieren und die Rolle von »Trägern des Keimplasmas« spielen, »welches . . . . bei den Eiern aller oder doch wenigstens der

Mehrzahl der Arthropoden am vegetativen Eipole oder dem Hinterende der Keimanlage gelegen ist« (S. 187).

In der schon mehrfach angeführten Arbeit von HIRSCHLER über die Entwicklung von *Donacia* (1909b) treffen wir ebenfalls die Auffassung, daß die frühe Absonderung der Genitalzellen wie bei dieser Form, so auch bei andern Insekten eine sekundäre Erscheinung darstelle. Der Verfasser hält dieselbe für eine Neubildung in der Klasse der Insekten, da sie bei den Onychophora, Myriopoda und Apterygota fehlt. — Letztere Behauptung beruht indessen offenbar auf Irrtum, indem schon lange vor dem Erscheinen der HIRSCHLERschen Arbeit diesbezügliche Beobachtungen von HEYMONS über *Scolopendra* und *Lepisma* vorlagen. Darauf, daß die Apterygota viel mehr durch frühe Absonderung der Genitalanlage charakterisiert sind, als durch die Abwesenheit dieser Eigenschaft, ist schon oben hingewiesen worden. Von Myriopoden ist einstweilen nur *Scolopendra* in embryologischer Hinsicht mit genügender Vollständigkeit untersucht worden; dagegen sind neue Untersuchungen über die Entwicklung der Onychophora ebenfalls im höchsten Maße erwünscht, wobei zu bemerken ist, daß, falls diese Erscheinung bei ihnen auch nicht festgestellt werden sollte, dieses negative Ergebnis trotzdem nicht zu ungunsten unsres Gesichtspunktes sprechen würde.

Auf einen recht interessanten Standpunkt in bezug auf die frühe Sonderung der Genitalzellen hat sich SCHIMKEWITSCH gestellt, welchen er schon im Jahre 1896 erstmals eingenommen und in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Telyphonus* (1906) eingehender entwickelt hat. Nach der Auffassung dieses Autors hat man alle derartigen Fälle als einen Übergang zu der teloblastischen Anlage der Genitalorgane anzusehen: »berücksichtigt man jedoch die Fälle von noch frühzeitigerer Differenzierung der Genitalanlage, so kann man diese als Anzeichen einer teloblastischen Anlage der Genitalanlage betrachten« (S. 15 des Separatabdruckes). — Dieser Auffassung haben sich auch die Anhänger der Genitocöltheorie — E. MEYER (1901) und LANG (1903) — angeschlossen.

Einige Fälle frühzeitiger Sonderung der Genitalzellen bei den Insekten, so z. B. bei den Diptera, in Gestalt einiger Polzellen am hinteren Eiende, erinnern in der Tat an die Entwicklung mit Hilfe von Teloblasten. Allein auf andre Fälle der gleichen Art läßt sich diese Auffassung nur schwer ungezwungen anwenden: ich will hier zum Beispiel auf *Forficula* und die Orthopteren hinweisen, bei denen die gleichzeitige Versenkung eines ganzen Häufchens von Zellen in den

Dotter mit Hilfe der Genitalgrube statt hat. Ferner auf übereinstimmende Verhältnisse bei den Embryonen der Schmetterlinge nach SCHWANGART (1905), endlich auf die mehrzellige Genitalanlage bei unsrer *Isotoma*. Ebenso verhält sich die Sache nach BRAUER auch bei dem Scorpione und, wenn die Betrachtungen von SCHIMKEWITSCH über den Cumulus richtig sind, auch bei den Spinnen.

Allerdings ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, ja es ist vielleicht sogar wahrscheinlicher, daß in allen solchen Fällen eine derartige mehrzellige Anlage von einer bestimmten Zelle irgendeines Furchungsstadiums abstammt, und vielleicht sogar schon in einem bestimmten Teile des Eies lokalisiert ist. Allein eine solche Entwicklung kann als determinativ, in keiner Weise aber als teloblastisch bezeichnet werden: diese beiden Begriffe stimmen natürlich nicht miteinander überein und sind keine Synonyme. — Die Determination der Genitalanlage hindert uns in keiner Weise daran, deren frühe Absonderung als eine primäre Erscheinung anzusehen, da nach den Arbeiten der letzten Jahre, die Annahme meiner Ansicht nach wohl kaum mehr möglich ist, daß die mosaikartige Entwicklung, gleich der teloblastischen, zum Zwecke einer Beschleunigung der Entwicklung entstanden sei und einen sekundären Charakter trage. Gegenwärtig wird man sich eher der direkt entgegengesetzten Auffassung anschließen können.

Was jene Fälle betrifft, wo bei einer frühzeitigen Absonderung der Genitalanlage ihre Entwicklung an die teloblastische Entwicklungsweise erinnert, so wird die Annahme richtiger sein, daß letztere sich hier aus der noch zuvor stattgehabten, ebenfalls frühen Sonderung dieser Anlage herausgebildet hat. Zugunsten einer derartigen Auffassung kann ich auf eine andre, übereinstimmende Erscheinung in der Entwicklung der Insekten hinweisen, und zwar auf die Bildung ihres Nervensystems nach der teloblastischen Entwicklungsweise aus Neuroblasten. WHEELER (1893) war bestrebt eine Homologie zwischen diesen letzteren und den Neuroteloblasten der Oligochaeta und Hirudinea durchzuführen, allein HEYMONS (1895) bewies die völlige Unannehmbarkeit eines solchen Gesichtspunktes und stellte fest, daß im gegebenen Falle nur von zwei analogen Fällen die Rede sein kann. Ebenso wie die teloblastische Anlage des Nervensystemes bei den Insekten rein sekundär und zwar zweifellos später als die übrigen, für die Insekten und andern Arthropoden gemeinsamen Eigentümlichkeiten ihrer Entwicklung und unabhängig von ihnen entstanden ist, so sind auch die Polzellen der Dipteren und die ihnen ähnlichen Genitalteloblasten der übrigen Arthropoden unabhängig voneinander und bereits nach der allen Arthropoden gemeinsamen frühzeitigen Absonderung der Genitalanlage entstanden.

Was nun die Beziehungen dieser Erscheinung zu der Genitocöltheorie betrifft, so wollen wir uns hier nicht bei dieser Frage aufhalten; letztere Theorie erscheint mir nur als eine Hypothese, die frühzeitige Absonderung der Genitalanlage dagegen ist eine Tatsache, und die Auslegung ihrer Bedeutung kann naturgemäß nicht in Abhängigkeit von irgendeiner Hypothese gebracht werden. — Die Anerkennung der Unabhängigkeit der Genitalzellen selbst von den primären Keimblättern (wie dies unter andern auch KORSCHELT und HEIDER in der zweiten Auflage ihres Lehrbuches getan haben) scheint mir gegenwärtig durch die vorliegenden Beobachtungen durchaus begründet zu sein.

2. Die Bedeutung der Dotterzellen bei den Arthropoden.

Als wir oben über die Entwicklung des Mitteldarmes sprachen, haben wir auch die Auffassung der Dotterzellen als Entoderm berührt. Diese früher allgemein anerkannte, dann eine Zeitlang fast verlassene und hierauf in der von HEYMONS aufgestellten Theorie von neuem aufgenommene Auffassung kann gegenwärtig in bezug auf die Insekten nicht mehr aufrecht erhalten werden. Das primäre Entoderm dieser letzteren ist das untere Blatt und der Mitteldarm entsteht überall nicht aus den Dotterzellen, sondern aus den Elementen dieses unteren Blattes. — Unsre Beobachtungen über *Isotoma cinerea* bieten insofern Interesse, als durch sie eine gleiche Entstehung des Mitteldarmes auch für die Apterygota nachgewiesen wird, welche bis dahin als wichtigstes Bollwerk für die HEYMONSsche Theorie gegolten hatten. ». . . Für die Gruppe der Insekten durch die Untersuchungen an *Lepisma saccharina* zum erstenmal mit Sicherheit und Bestimmtheit das Entoderm als solches nachgewiesen worden ist« schreibt dieser Autor in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Scolopendra* (1901, S. 202). Oben haben wir gesehen, daß dieser Gesichtspunkt kaum auf Richtigkeit Anspruch machen kann.

Allerdings besitzen wir bezüglich der Embryologie der Pterygota mehrere neuere Untersuchungen, durch welche die Annahme einer Teilnahme der Dotterzellen an dem Aufbau des Mesenteron bestätigt wird: hierher gehören die Arbeiten von TSCHUPROFF (1903), DICKEL (1904) und SCHWANGART (1904, 1905). Allein der erste dieser Autoren beschreibt gleichzeitig auch eine Entstehung des vorderen und hinteren Mitteldarmdrittels in Gestalt von Auswüchsen des Stomo- und Proctodäum und dieser Umstand veranlaßt uns allen Beobachtungen desselben mit gewissem Zweifel gegenüberzutreten, indem alle derartigen Fälle nunmehr als auf Irrtümern begründet angesehen werden können. DICKEL und SCHWANGART, welche die Dotterzellen als Entoderm ansehen, stützen sich hauptsächlich auf indirekte Angaben, nicht aber auf direkte Beobachtungen, ferner auch auf theoretische Betrachtungen. So weist SCHWANGART dabei auf den Umstand hin, daß er alle Übergänge von den Darm bildenden »blasigen Zellen« zu echten Dotterzellen beobachtet hat, was ihn zu der Annahme veranlaßt, daß auch letztere an der Bildung des Mesenteron teilnehmen. Das Vorhandensein solcher Übergänge ist von HIRSCHLER (1906) nicht bestätigt worden, allein wenn solche auch existieren, so lassen sie sich natürlich viel leichter durch die Entstehung eines Teiles der Dotterelemente auf Kosten der »blasigen Zellen« erklären, und von hier bis zur Auffassung der Dotterzellen als Entoderm ist noch ein weiter Weg. — Überhaupt muß daraufhingewiesen werden, daß sich in den Arbeiten von DICKEL und SCHWANGART ein allzugroßer Einfluß der Cölomtheorie bemerkbar macht, wodurch diese Autoren sich denn auch veranlaßt fühlten, eine so sonderbare Bildung, wie den »dorsalen Blastoporus« zu beschreiben, welcher sich später nach den Beobachtungen von HIRSCHLER (1909a u. b) einfach als Rudiment des Dorsalorgans der Collembola und andrer Arthropoden erwiesen hat. — Man wird sich daher jetzt mit den Worten von NUSBAUM und FULINSKI einverstanden erklären müssen, welche in ihrer letzten Arbeit folgendes schreiben: »Die Vitellophagen der Insekten als Entoderm zu bezeichnen, halten wir für ganz unberechtigt« (1909, S. 347), und die Beobachtungen über die Entwicklung von *Isotoma* sind nur dazu angetan diesen Gesichtspunkt zu bestätigen.

Es war ferner oben schon davon die Rede, daß auch für die Myriopoda und Arachnoidea eine Teilnahme der Dotterzellen an der Mitteldarmbildung nunmehr als ganz ausgeschlossen angesehen werden muß, da dieselben auch bei diesen Arthropoden nach neueren Beobachtungen, wie bei den Insekten, aus Elementen des unteren Blattes hervorgehen.

Eine ziemlich beträchtliche Anzahl von Angaben über eine Bildung des Mitteldarmes aus Dotterzellen liegt gegenwärtig für die Crustaceen vor [vgl. die gute Zusammenfassung in der zweiten Ausgabe des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER (1910)]. Allein es fällt hierbei auf, daß die Zahl solcher Angaben in älteren Arbeiten zunimmt, in allen neueren dagegen, wo die Entstehung des Darmes schon in andrer Weise beschrieben wird, merklich abnimmt; dieser Umstand spricht stark zu Gunsten der Annahme, daß wir auch bei den Crustacea nach erneuter Untersuchung aller dieser Verhältnisse, wie bei den Insekten, gezwungen sein werden, uns von der alten Auffassung, wonach die Vitellophagen den Mitteldarm entstehen lassen, loszusagen. Wenigstens hält es NUSBAUM, indem er sich in dem oben angeführten Citat davon enthält, in den Dotterzellen der Insekten deren Entoderm zu erblicken, schon jetzt für möglich, dies damit zu begründen, daß »auch bei sehr vielen Crustaceen außer den gut ausgesprochenen Entoderm- und Mesodermelementen undifferenzierte und zugrunde gehende Vitellophagen im Dotter hervortreten«. Wir wollen schließlich noch bemerken, daß auch bei den Onychophora die früheren Autoren in den Dotterzellen Entoderm erblickt haben, während in einer neueren Arbeit EVANS (1902) bereits von einem selbständigen Entoderm spricht, aus dem später Vitellophagen hervorgehen [welche nach seinen Beobachtungen immerhin an der Mitteldarmbildung teilnehmen, worüber HEIDER (1910) schon Zweifel ausgesprochen hat].

Mit einem Worte, die uns jetzt vorliegenden Angaben sprechen stark zugunsten der Annahme, daß die Dotterzellen nicht nur bei den Insekten, Myriopoden und Spinnen (wo dies als völlig erwiesen angesehen werden kann), sondern wahrscheinlich bei allen Arthropoden keinerlei Anteil an dem Aufbau des Mitteldarmes nehmen und demnach kein Entoderm darstellen. Nachdem wir dies anerkannt haben, werden wir nunmehr feststellen müssen, was denn diese Elemente eigentlich darstellen.

Die Auffassung der Dotterzellen als Entoderm war hauptsächlich Dank dem Bestreben entstanden, bei den Insekten eine typische zweischichtige Gastrula nachzuweisen, als deren Ectoderm das Blastoderm und als deren Entoderm der Dotter angesehen wurde. Selbst HEYMONS (1901) geht zur Verbildlichung seiner Ansicht von der embolischen Gastrula der Anneliden aus und gibt ein ganzes Schema für die Verwandlung ihrer Macromeren und eines Teiles der Micromeren in Dotterzellen usw. Mir scheint es, daß derartige phylogenetische Spekulationen im Gebiete der Embryologie nur sehr wenig Nutzen bringen; wenn wir auch die Abstammung einer Tiergruppe von einer andern für sehr wahrscheinlich ansehen können, so folgt doch hieraus keinesfalls, daß man die Ontogenie dieser ersteren direkt von der Ontogenie ihrer Vorfahren ableiten kann. Die Abstammung der Insekten und der Arthropoden überhaupt von annelidenähnlichen Vorfahren ist im speziellen durchaus wahrscheinlich, allein woher wissen wir, ob letztere eine ebensolche Gastrula besessen haben, wie die jetzt lebenden Anneliden usw. Das Ergebnis derartiger »Phylogenien der

Ontogenien« sind denn auch solche Begriffe wie »doppelte Gastrulation«, »dorsaler Blastoporus« u. a. m., deren Nutzen für die Embryologie mehr als zweifelhaft erscheint. — Indessen besitzen wir ganz unanfechtbare Angaben für die Feststellung der Herkunft und Bedeutung der Dotterzellen, deren Besprechung wir uns nunmehr zuwenden wollen.

Die Anwesenheit von Vitellophagen bei den Insekten steht zweifellos im Zusammenhange mit dem Reichtum ihrer Eier an Dotter, sowie mit der bei ihnen vorhandenen superfiziellen Furchung. Die Entstehung dieser letzteren aus der totalen kann ebenfalls keinem Zweifel unterliegen, da eine Reihe von Formen vorliegt, bei denen die Furchung anfangs eine totale ist, sodann aber eine superfizielle wird: diese Fälle sind besonders gut dazu geeignet, die Bedeutung der Dotterzellen aufzuklären. — Gerade dieser Fall ist es, welcher bei den meisten Collembola vorliegt, darunter auch bei unsrer *Isotoma*. Aus der Beschreibung ihrer Furchung haben wir bereits ersehen, daß zuerst eine kompakte Morula entsteht, worauf eine Auswanderung der plasmatischen Massen, d. h. der Furchungszellen, nach der Eioberfläche beginnt, während ein Teil derselben im Dotter verbleibt und sich in Vitellophagen verwandelt (Taf. X). Diese letzteren sind demnach einfach die im Dotter nachgebliebenen Blastomeren, welche späterhin nicht, wie die an die Oberfläche getretenen, an dem Aufbau des Embryokörpers teilnehmen, sondern nur zur Resorption des Dotters dienen. Für die Annahme, daß im Dotter nur die zukünftigen Entodermelemente zurückbleiben, liegen nicht die geringsten Angaben vor, um so mehr als die Differenzierung der Keimblätter erst viel später eintritt und vor diesem Zeitpunkt keinerlei Unterschied zwischen den Blastomeren zu bemerken ist.

Es scheint mir, als finde hier eine vollständige Wiederholung der Phylogenie durch die Ontogenie statt: bei den Vorfahren der recenten Arthropoden war die Furchung eine totale, als aber ihre Eier reicher an Dotter wurden, begann dieselbe in ihren letzten Stadien (wie noch jetzt bei den Collembola und vielen andern) in eine superfizielle Furchung überzugehen und verwandelte sich endlich in eine typisch superfizielle. Dabei mußten die Furchungszellen schon aus dem Dotter an die Eioberfläche herauswandern, um den Körper des Embryos an derselben zu bilden, gleichzeitig mußte aber auch im Dotter eine gewisse Anzahl von zelligen Elementen zurückbleiben, um denselben zu resorbieren. Letztere Bedingung wurde auf die Weise erfüllt, daß ein Teil der Blastomeren gleichsam im Dotter stecken blieb und gar nicht an die Eioberfläche wanderte, sondern sich in Vitellophagen verwandelte. — Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, welcher mir der einfachste und daher auch der wahrscheinlichste zu sein scheint, erscheinen die Dotterzellen, sowohl während der Ontogenie als auch in phylogenetischer Hinsicht, einfach im Dotter stecken gebliebene Blastomeren darzustellen: da dieses vor der Differenzierung der Keimblätter vor sich geht, wo noch kein Unterschied zwischen den Furchungsprodukten besteht, so ist es ganz unrichtig, die Dotterzellen mit irgendeinem der Keimblätter in Verbindung zu bringen oder Entoderm in ihnen zu erblicken. CHOLODKOVSKY (1891) hatte die Dotterzellen schon längst als Parablast bezeichnet, indem er unter dieser Bezeichnung die Produkte der Furchung verstand, welche in keines der Blätter übergehen; dieser Ansicht wird man sich auch jetzt noch voll und ganz anschließen können.

Dieses ist die morphologische Bedeutung der Vitellophagen; was deren physiologische Bedeutung betrifft, so hatte dieselbe zu keiner Zeit besondere Bedenken hervorgerufen. Es wurden allerdings Versuche unternommen, in ihnen ein »Schutzgerüst« des Embryos zu erblicken (NOAK), allein die meisten Autoren sind jedenfalls der Ansicht, daß diese Zellen vorzugsweise eine Rolle in dem Prozesse der Assimilation des Dotters spielen, d. h. daß sie embryonale Trophocyten darstellen, wie HEYMONS sie in sehr treffender Weise genannt hat.

Wir haben nunmehr nur noch einige Worte darüber zu sagen, welche Entstehungsweise der Dotterzellen als die ursprüngliche anzusehen ist. Bekanntlich werden die Dotterzellen bei einigen Insekten, wie bei unsrer *Isotoma*, nur aus den im Dotter verbliebenen Furchungszellen gebildet, allein viel häufiger wird die Zahl außerdem noch durch Lostrennung neuer Elemente vom Blastoderm ergänzt; bei sehr wenigen Formen endlich (wie z. B. bei *Campodea*, *Gryllotalpa* u. a.) treten alle Furchungsprodukte an die Oberfläche hervor und der Dotter enthält eine Zeitlang keinerlei zellige Elemente, worauf alle Dotterzellen durch Abspaltung vom Blastoderm gebildet werden. Als primäre Erscheinung kann natürlich entweder diese letztere Bildungsweise gelten, oder aber die erstere, welche bei *Isotoma cinerea* statthat; der am weitesten verbreitete Fall — die Entstehung der Vitellophagen sowohl aus im Dotter zurückgebliebenen Blastomeren, wie auch aus dem Blastoderm, — bildet jedenfalls den Übergang von dem einen dieser äußersten Typen (dem primären) zum andern (dem secundären).

Lange Zeit hindurch wurden diejenigen Verhältnisse für die ursprünglicheren gehalten, welche bei *Campodea* und *Gryllotalpa* statt haben, d. h. die ausschließliche Bildung der Dotterzellen auf Kosten des Blastoderms. Diese Auffassung hatte sowohl in dem Lehrbuche von KORSCHELT und HEIDER, wie auch in den Arbeiten vieler späteren Autoren Aufnahme gefunden; die gleiche Auffassung vertrat auch HEYMONS (1895) in seiner Arbeit über die Entwicklung der Dermaptera und Orthoptera. In seiner späteren Arbeit über die Entwicklung von *Scolopendra* ändert er indessen seine Meinung und ist der Ansicht, daß die Entfernung nicht aller, sondern nur eines Teiles der Blastomeren aus dem Dotter an die Oberfläche das ursprünglichere Verhalten darstelle: »der ursprüngliche Entwicklungstypus«, schreibt dieser Autor, »besteht vermutlich darin, daß der Dotter bereits bei den ersten Teilungen abgefurcht wurde, daß die Dottersubstanz nicht intercellulär, sondern intracellulär verblieb, und daß mithin die Segmentation eine totale war« (1911, S. 22).

Ich schließe mich dem von HEYMONS aufgestellten Gesichtspunkte voll und ganz an. Hält man in der Tat die Dotterzellen für Entoderm, so ist deren Entstehung ein Gastrulationsprozeß, und dann stellen diejenigen Fälle, wo sich sämtliche Dotterzellen vom Blastoderm abablösen, eine ursprünglichere Erscheinung dar. In dieser Hinsicht begeht HEYMONS immerhin eine kleine Inkonsequenz, indem er die Vitellophagen für Entoderm ansieht und deren Abspaltung von dem Blastoderm keinen primären Charakter beimessen will. Sieht man indessen von dieser jetzt unbegründeten Ansicht ab, so erkennt man deutlich, daß HEYMONS vollständig recht hat, und daß man gerade diejenige Erscheinung für den primitiveren Fall ansehen muß, wo nicht alle Blastomeren an die Oberfläche treten, sondern ein Teil derselben in dem Dotter zurückbleibt und sich in Vitellophagen verwandelt.

Die Entstehung der superfiziellen Furchung aus der totalen muß, dank dem Vorhandensein einer ganzen Reihe von Übergängen zwischen beiden, als eine außer allem Zweifel stehende Tatsache angesehen werden. Diese Tatsache hat uns bereits zu der Erkenntnis geführt, daß die Dotterzellen phylogenetisch so entstanden sind, wie sie jetzt beständig während der Ontogenie entstehen, und zwar aus im Dotter zurückgebliebenen Furchungsprodukten. Die Loslösung der Vitellophagen von dem Blastoderm dabei als die primäre Erscheinung anzusehen,ist ganz unmöglich, da dies sowohl unsrer Auffassung von der Entstehung der Dotterzellen wie auch sogar der noch wesentlicheren Voraussetzung einer Entstehung der superfiziellen Furchung aus der totalen, direkt widersprechen würde.

Man würde natürlich noch zugeben können, daß bei dem Übergange von der totalen zu der superfiziellen Furchung ursprünglich alle Blastomeren an die Oberfläche traten, worauf ein Teil derselben wiederum in den Dotter zurückkehrte. Allein dem widersprechen solche Fälle von Übergangsfurchungen, wie wir sie bei den Collembola, Myriopoda, Arachniden usw. kennen; vor allem aber ist diese Voraussetzung an und für sich wenig wahrscheinlich, da bei dem Vorhandensein einer totalen Furchung eine Bereicherung der Eier an Dotter unweigerlich dazu führen muß, daß ein Teil der Blastomeren in demselben verbleibt und in der Rolle von Vitellophagen funktioniert. Mit einem Worte, mir scheint, daß ihre physiologische Funktion als solche erst später entstanden ist, und daß der erste Anstoß zu ihrer Differenzierung bei dem Embryo der Umstand gewesen ist, daß ein Teil der Blastomeren einfach in dem Dotter stecken blieb.

Alles oben Gesagte zusammenfassend sind wir der Ansicht, daß die Dotterzellen der Insekten und andrer Arthropoden durchaus nicht deren Entoderm darstellen und überhaupt in keinerlei Beziehung zu den Keimblättern stehen; es sind dies einfach im Dotter zurückbleibende Furchungsprodukte, welche zu dessen Resorption dienen und an dem Aufbau des Embryokörpers keinen Anteil nehmen; ihre Entstehung aus im Dotter zurückbleibenden Furchungszellen während der Ontogenese muß als die ursprünglichere Erscheinung angesehen werden.

3. Die Keimblätter der Insekten.

Unser Gesichtspunkt bezüglich der Dotterzellen führt uns auch zu einer durchaus bestimmten Ansicht darüber, als was man das bereits mit Blastoderm bedeckte und in seinem Dotter Dotterzellen enthaltende Ei (Fig. 14) aufzufassen hat. Bilden diese letzteren, wie auch die Genitalanlage, nicht einen Teil eines der Keimblätter, so repräsentiert dieses Stadium das Blastulastadium oder das Periblastulastadium, wie Haeckel es genannt hatte. Von dem Gesichtspunkte Heymons' und seiner Anhänger aus betrachtet, entspricht dieses Stadium dagegen der Gastrula andrer Formen; dieselbe Auffassung hiervon hat auch Hirschler (1909b), welcher sogar vorschlägt, die Namen Blastoderm und Dotterzellen durch Ectoderm und Entoderm zu ersetzen. Unsre Ansicht von den Dotterzellen schließt jede Möglichkeit für uns aus, dieser Auffassung beizutreten.

Der Prozeß, welcher der Gastrulation andrer Formen, d. h. der Bildung des unteren (von Heymons nur als Mesoderm angesehenen)

Blattes entspricht, tritt etwas später ein. Wir haben bereits gesehen, daß bei *Isotoma cinerea* dessen Sonderung von dem Ectoderm in etwas andrer Weise vor sich geht, als bei den andern Insekten, d. h. nicht mit Hilfe der Primitivrinne, sondern durch multipolare Immigration unterhalb der gesamten Eioberfläche (Fig. 14, 15, 16). Oben war ferner darauf hingewiesen worden, daß diese Entwicklungsweise des primären Entoderms uns als die ursprünglichere erscheint, während der Prozeß der Gastrulation mit Bildung einer Primitivrinne von ersterer abzuleiten ist.

Zugunsten dieser Annahme spricht vor allem eine allgemeine Betrachtung, und zwar die, daß ich mich der Ansicht von METSCHNIKOFF (1886) vollkommen anschließe, wonach die multipolare Immigration die ursprünglichste Absonderungsweise des Entoderms darstellt, während die Invagination und andre Gastrulationsweisen von ihr entstanden sind. In bezug auf die Insekten wurde schon von HEYMONS (1895) der Gedanke ausgesprochen, daß der Gastrulation mit Bildung einer Primitivrinne keine phylogenetische Bedeutung zukomme, sondern daß sie sich auf rein mechanischem Wege entwickelt habe; dabei weist dieser Autor auf die Übereinstimmung mit einer derartigen Invagination der Geschlechtsgrube und andre ähnliche Prozesse hin, wo die Einstülpung nur eine auf die Beschleunigung des Vorganges gerichtete Rolle spielt. Die diffuse Abtrennung der Zellen des unteren Blattes (des »Mesoderms«) hält auch KNOWER (1900) für das ursprüngliche Verhalten, glaubt aber gleichzeitig in der Primitivrinne eine wahre Gastrula erblicken zu können.

Abgesehen von Betrachtungen rein allgemeiner Natur wird die Ursprünglichkeit der multipolaren Immigration bei den Insekten und den Tracheaten überhaupt auch schon dadurch bewiesen, daß dieses Verhalten gerade den am niederst stehenden Formen eigen ist. Außer den Collembola findet es sich auch bei *Scolopendra* (HEYMONS) und augenscheinlich auch bei *Polydesmus* (LIGNAU), d. h. bei Vertretern der beiden Hauptgruppen der Myriopoda, ferner bei *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* (HEYMONS, NUSBAUM und FULINSKI), endlich bei *Eutermes* (KNOWER), d. h. bei Vertretern der niedersten Pterygota. — Alles dies veranlaßt uns in diesem Prozesse eine ursprüngliche Erscheinung zu erblicken, in der Invagination dagegen (da, wo sie kein Artefakt darstellt, wie dies wohl oft der Fall gewesen ist) nur ein besonderes Verhalten um die Entwicklung abzukürzen, welches dazu noch wahrscheinlich unabhängig in verschiedenen Gruppen vorgegangen ist.

Bei allen Insekten, und demnach auch bei unsrer *Isotoma*, sind demnach beide primären Keimblätter — das Ectoderm und das primäre Entoderm, oder das untere Blatt, wie es hier bequemer zu bezeichnen ist, — gut ausgebildet. Weiterhin muß die Differenzierung der primären Keimblätter in die sekundären vor sich gehen — in das sekundäre Entoderm und das Mesoderm, welche denn in der Tat auch in den Arbeiten aller Autoren figurieren. Ich habe es indessen vorgezogen diese Ausdrücke in meinen Darlegungen zu vermeiden und ohne dieselben auszukommen, indem ich es nur mit den primären Keimblättern, dem oberen und unteren Blatte, und sodann mit den Anlagen der einzelnen Organe zu tun habe, wobei letztere anfänglich zu zusammengesetzten Primitivanlagen miteinander verbunden sind, von denen eine jede mehrere Organe entstehen läßt. Der Grund, welcher mich zu diesem Verfahren veranlaßte, besteht darin, daß bei *Isotoma cinerea*, wie wohl auch bei vielen andern Insekten, meiner Ansicht nach keine Grenze zwischen den sekundären Blättern — dem sekundären Entoderm und dem Mesoderm — gezogen werden kann, indem beide hier nicht voneinander zu unterscheiden sind.

Betrachten wir die oben beschriebenen Verhältnisse während der Entwicklung unsrer *Isotoma*, so sehen wir, daß die erste Differenzierung des unteren Blattes in der Bildung der Somiten auf dem Stadium B besteht. Es kann natürlich kein Zweifel darüber obwalten, daß die Somiten das Mesoderm darstellen, ganz anders verhält es sich aber mit dem an ihrer Bildung nicht beteiligten medialen Teile des unteren Blattes. — Die Ansicht, daß letzterer nach dem Schema der Gebrüder Hertwig (1881) in drei Teile zerfällt — einen unpaaren Medianstreifen des Entoderms und zwei laterale Mesodermstreifen — besteht schon lange und hat in den Arbeiten von Nusbaum und Fulinski (1906) und Hirschler (1909b) gleichsam ihre volle Bestätigung gefunden. Dabei wird indessen außer acht gelassen, daß der unpaare mediane Abschnitt des unteren Blattes zwischen den Somiten mit gleichem Rechte als sekundäres Entoderm wie als Mesoderm angesehen werden kann, und dabei als keines derselben ausschließlich.

In der Tat kann man sowohl bei *Isotoma cinerea*, wie auch bei vielen andern Insekten in diesem unpaaren Abschnitte drei Teile unterscheiden: einen vorderen an dem Stomodäum und der Oberlippe, einen hinteren am Proctodäum und einen mittleren, in Gestalt des oben beschriebenen, zwischen den Somiten liegenden Stranges (»Mittelstrang« von Nusbaum und Fulinski). Auf dem Stadium F hatten wir dieselben bereits als die Anlagen des Mitteldarmes bezeichnet — die vordere, die hintere und die mittlere oder diffuse Anlage — wobei wir indessen bemerkten, daß wir uns dieser Bezeichnungen nur zu dem Zwecke bedienten, um die Einführung neuer Namen zu vermeiden. In Wirklichkeit stellt ein jeder dieser Teile des unpaaren Abschnittes des unteren Blattes durchaus nicht eine reine oder einfache Darmanlage dar, da er auch noch die Anlagen andrer Organe in sich enthält. So geht aus der vorderen Anhäufung außer der vorderen Anlage des Mesenteron auch noch die Muskelschicht des Stomodäum hervor, aus der hinteren Anhäufung — die hintere Anlage des Mesenteron und die Muscularis des Proctodäum, während der zwischen den Somiten verlaufende Strang (wenigstens bei den Pterygota) nicht nur die Zellen der diffusen Mitteldarmanlage, sondern auch noch die Blutzellen enthält. Die Zerlegung einer jeden dieser Anlagen in ihre Bestandteile erfolgt erst auf den Stadien F und G, bis dahin aber haben wir es mit zusammengesetzten Primitivanlagen zu tun, wie sie MEISENHEIMER genannt hat.

Ebensolche zusammengesetzte Primitivanlagen stellen natürlich auch die Somiten dar, indem dieselben sowohl die Muskeln, wie auch den Fettkörper, das Herz, sowie die Peritonealschicht des Mitteldarmes und der Gonaden hervorbringen. In letzterem Falle haben wir es indessen nur mit mesodermalen Gebilden zu tun, während jede der drei Anlagen des unpaaren Abschnittes des unteren Blattes sowohl meso- wie auch entodermale Gebilde aus sich hervorgehen läßt. — Der zwischen den Somiten verlaufende Mittelstrang ergibt außer dem Darmepithel auch die Blutzellen. SCHWANGART (1906) und HIRSCHLER (1909b) bringen diese Tatsache mit der neuen Hämocöltheorie von VEJDOVSKY (1905) in Verbindung, nach welcher bei den Arthropoden die Blutkörperchen aus dem entodermalen Vasothel hervorgegangen sind. Obgleich dieser Annahme eine ganze Reihe von Angaben widersprechen, welche fast allen andern Formen entnommen sind, wo die Blutkörperchen gewöhnlich einen mesodermalen Ursprung besitzen, so erlaubt dieser Versuch doch immerhin, den zwischen den Somiten verlaufenden Strang auf Entoderm zurückzuführen. Allein die vordere und die hintere Anhäufung des unteren Blattes lassen wiederum nicht nur Elemente des Mesenteron, sondern auch die Muscularis des Vorder- und Enddarmes aus sich hervorgehen und an dem mesodermalen Ursprunge der Muskeln bei allen Tieren kann doch wohl kein Zweifel bestehen. Indessen läßt sich bei *Isotoma* anfangs auf keine Weise feststellen, welche Elemente der vorderen und der hinteren Anhäufung für das Mitteldarmepithel verwendet werden, d. h. Entoderm darstellen, und welche auf den Aufbau der Muskulatur gehen, also zum Mesoderm gehören; ebenso verhält es sich, wenn man hauptsächlich auf Grund der in vielen Arbeiten enthaltenen Abbildungen urteilen will, auch bei der Entwicklung vieler andrer Insekten. Beschränkt man sich auf die in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten, so kann ich als Beweis hierfür auf die Beobachtungen von SCHWANGART (1904), HIRSCHLER (1909b) und HAMMERSCHMIDT (1910) hinweisen. SCHWANGART gelangt zu dem Schlusse, daß bei *Endromis* im allgemeinen keine schroffe Trennung des Mesoderms von dem Entoderm vorhanden ist: in dem mittleren Abschnitte des Embryos verwandelt sich ein großer Teil der Elemente des unteren Blattes in Mesoderm, im Bereiche des »Gastrulakeil« dagegen — in Entoderm. Auf den die Entwicklung von *Donacia* betreffenden Zeichnungen von HIRSCHLER läßt sich nicht der geringste Unterschied zwischen den Elementen des unteren Blattes, welche den Vorder- und Enddarm umgeben (der zukünftigen Muscularis) und den Anlagen des Mitteldarmes unterscheiden, welche an deren innere Enden anstoßen. HAMMERSCMIDT bezeichnet bei den Phasmatidae das ganze untere Blatt als Mesoderm und läßt auch den Mitteldarm aus demselben entstehen, woher denn auch ein »Entoderm mesodermalen Ursprunges« entsteht. Mit einem Worte, bei diesen drei verschiedenen Ordnungen (Lepidoptera, Coleoptera, Orthoptera) angehörenden Formen ist das untere Blatt ebensowenig in Mesoderm und sekundäres Entoderm differenziert, wie bei *Isotoma cinerea*. — Ein noch innigerer Zusammenhang zwischen den entodermalen und den mesodermalen Elementen findet nach HEYMONS (1901) bei *Scolopendra* statt, wo die Entodermzellen sich gleichzeitig mit den Mesenchymzellen ablösen und dabei in keiner Weise voneinander zu unterscheiden sind.

Alle diese Tatsachen lassen mich zur Überzeugung gelangen, daß bei vielen Insekten (wie auch wahrscheinlich bei andern Arthropoden) die beiden sekundären Keimblätter so wenig voneinander differenziert sind, daß sie sich nur in künstlicher Weise von einander unterscheiden lassen. Dabei zerfällt das untere Blatt während seiner Entwicklung in solche Anlagen, welche Organe entstehen lassen, die bei andern Formen zum Teil aus dem Mesoderm und zum Teil aus dem Entoderm hervorgehen. Ist dem aber wirklich so, dann wäre es viel natürlicher, bei der Beschreibung der Entwicklung von Insekten nur von den zwei primären Keimblättern — dem Ectoderm und dem unteren Blatte zu sprechen und dann bei der Differenzierung dieses letzteren einfach nur zusammengesetzte Primitivanlagen zu unterscheiden. Solche Anlagen sind erstens die Somiten, dann die unpaare vordere und hintere

Anhäufung von Elementen des unteren Blattes, endlich der zwischen den Somiten liegende Strang. Im Laufe der weiteren Entwicklung zerfällt eine jede dieser zusammengesetzten Primitivanlagen in die einfachen Anlagen der einzelnen Organe.

Unter den Insekten gibt es Formen, bei denen nach der Beschreibung verschiedener Autoren das Mesoderm und das Entoderm unabhängig von einander angelegt werden (ein Verhalten, welches man wohl kaum als ursprünglich ansehen kann, indem die Differenzierung zuvor in zwei primäre, und dann erst in sekundäre Keimblätter die allgemeine Regel bildet). Zu solchen Formen gehören *Chalicodoma* [Carrière und Bürger (1897)], gewisse Musciden [Escherich (1900), Noak (1901)], *Phyllodromia* [Nusbaum und Fulinski (1906)]. In solchen Fällen wird man natürlich auch von sekundären Blättern sprechen können, obgleich auch hier (wenigstens ist dies bei *Phyllodromia* der Fall) der »entodermale« mittlere Strang auch die Blutelemente hervorgehen läßt.

Wie dem nun auch sein mag, so sind doch das Mesoderm und das sekundäre Entoderm bei *Isotoma cinerea* und wohl auch bei vielen andern Insekten so sehr untereinander vermischt, daß es viel bequemer ist, in dem unteren Blatt nur die Primitivanlagen zu unterscheiden. Ich leugne übrigens durchaus nicht die Möglichkeit, auch hier von sekundären Blättern zu sprechen, muß dies aber als ein rein künstliches Verfahren ansehen, welches speziell der Theorie der Keimblätter angepaßt ist.

Die Keimblätter erweisen sich wie eine jede weitausgreifende Verallgemeinerung, nur solange als nützlich, so lange die Summe der von uns beobachteten Erscheinungen auf Grund dieser Theorie eine allgemeinere und umfassendere Beleuchtung erfährt; ist dieses aber nicht der Fall, so kann eine solche Theorie nur zu Irrtümern und zu offenbar voreingenommenen Deutungen führen. Die auf die Embryologie der Insekten bezügliche Literatur hat im Verlaufe der letzten 20 Jahre nicht wenig derartiger, in methodologischer Hinsicht sehr lehrreicher Beispiele geliefert und eine ganze Reihe von Fehlern, deren Zurechtstellung nicht wenig Zeit und Mühe gekostet hat, hätte vermieden werden können, wenn die betreffenden Autoren sich nicht hätten von einem voreingenommenen Gedanken leiten lassen. Hierher gehören namentlich die Auffassung der Dotterzellen als Entoderm, das Bestreben, die Bildung der Keimschichten bei den Insekten auf den gleichen Typus zurückzuführen, welcher nur *Sagitta* eigentümlich ist (wie überhaupt den enterocölen Formen, welche mit den Arthropoden nichts gemeinsames aufweisen), ferner derartige merkwürdige Gebilde, wie der »dorsale Blastoporus«, welcher nur als Beispiel einer contradictio in adjecto dienen kann, und vieles andre mehr.

Das hier Gesagte darf indessen nicht in dem Sinne aufgefaßt werden, als ob ich die Keimblättertheorie für überflüssig oder sogar für schädlich hielte. Im Gegenteil, dieselbe stellt, meiner Ansicht nach, eine der allerwertvollsten Verallgemeinerungen in der Embryologie dar, und die Homologie der beiden primären Keimblätter in dem gesamten Tierreiche, welche schon von HUXLEY (1849) festgestellt worden ist, kann keinerlei Zweifel hervorrufen. Dies kann man aber von dem später aufgestellten dritten Keimblatt — dem Mesoderm — nicht behaupten, dessen Theorie hauptsächlich von den Gebrüdern HERTWIG (1881) ausgearbeitet worden ist. Die schon oft wiederholten Einwürfe gegen die Homologie des Mesoderms bei allen Tieren [ich will hier nur auf die Arbeit von KLEINENBERG (1886) und die von BERGH in dessen »Allgemeiner Embryologie« (1895) ausgesprochenen Ansichten hinweisen] scheinen mir durchaus begründet zu sein.

Es will mir persönlich überhaupt so scheinen, als wäre es ganz unmöglich, die Homologie zwischen den sekundären Keimblättern im ganzen Tierreiche durchzuführen, und daß es viel bequemer wäre, dieselben ebenfalls als zusammengesetzte Primitivanlagen aufzufassen, welche bei den verschiedenen Formen nicht gleichwertig sind. Man wird zum Beispiel wohl kaum annehmen können, daß man das sekundäre Entoderm derjenigen Insekten oder derjenigen Arthropoden, wo dasselbe gut ausgesprochen ist, mit dem Entoderm der Vertebraten und Echinodermen streng homologisieren kann, ebensowenig das Mesoderm der ersteren mit dem Mesoderm der letzteren; in diesen Typen sind, wie mir scheint, nur ihre primären Blätter, der Ectoblast und der Entoblast einander homolog.

Es gibt natürlich eine Reihe von Formen, wie zum Beispiel die Echinodermata und viele andre, in deren Embryologie die Begriffe des Mesoderms und Mesenchyms durchaus natürlich erscheinen. Dagegen erscheint bei andern Formen, wie zum Beispiel bei den Mollusken, die Unterscheidung der sekundären Keimblätter außerordentlich schwierig und kann nur zu einer unnützen Schematisierung des Prozesses ihrer Entwicklung führen. Gerade durch das Studium dieses letzteren wurde MEISENHEIMER (1900) veranlaßt, den Begriff der Blätter durch den Begriff der Primitivanlagen zu ersetzen, welche bisweilen mit einem der Blätter übereinstimmen, was aber durchaus nicht unbedingt notwendig ist. Diese Auffassung wurde darauf von demselben Autor in seiner kurzen Embryologie (1908) weiter entwickelt.

Meisenheimer schlägt indessen vor, den Begriff aller Keimblätter (sowohl der primären wie auch der sekundären) durch den Begriff der Primitivanlagen zu ersetzen, wobei letzterer bis zu einem gewissen Grade mit dem Begriffe des Entoderms übereinstimmt; jedoch zerlegt er den Begriff des Mesoderms in Componenten, deren Homologie zum mindesten zweifelhaft erscheint. Dabei schließt er sich, wie er dies auch selbst hervorhebt, den alten Anschauungen Reicherts (1840) an, welcher seinerzeit ein Gegner der Keimblättertheorie gewesen war. Ich selbst gehe in dieser Hinsicht nicht so weit und komme auf die (gegenwärtig ganz unverdienterweise vergessenen) Anschauungen des Begründers der Embryologie, K. E. von Baer (1828, 1837) zurück.

Dieser letztere unterschied bekanntlich zwei primäre oder Hauptblätter, aus denen während der weiteren Entwicklung eine Reihe von Schichten hervorgeht, welche sich bei den Embryonen der Wirbeltiere in Röhren verwandeln. »Diese Röhren« schreibt K. E. von Baer in dem ersten Teile seiner klassischen Arbeit (1828, S. 164) »nenne ich Fundamentalorgane, da aus ihnen die speziellen Organe sich allmählich ausbilden.« In dem zweiten, bekanntlich viel später (1837) erschienenen Teile dieser Arbeit, ersetzt er den Ausdruck »Fundamentalorgane« durch einen andern, unsrer Terminologie noch näher kommenden, und zwar spricht er hier von »Primitivorganen«. »Diese Röhren enthalten alle einzelnen Organe, und da sich die letzteren . . . aus ihnen allmählich herausbilden, so wollen wir sie Primitivorgane nennen« (S. 64). — Im allgemeinen verweilt Baer nur wenig bei den Hauptblättern, sondern beschäftigt sich fast ausschließlich mit seinen Fundamentalorganen oder Primitivorganen.

Es muß hier hervorgehoben werden, daß die Anschauungen von Baer häufig falsch ausgelegt werden (was vielleicht durch die Seltenheit seiner klassischen Arbeiten zu erklären ist). Für gewöhnlich wird diesem Forscher die Auffassung zugeschrieben, als teilten sich seine beiden Hauptkeimblätter ein jedes in zwei sekundäre Keimblätter, wobei der Begriff von diesen letzteren mit dem Baerschen Begriffe von den »Fundamentalorganen« oder »Primitivorganen« verwechselt wird. Einen solchen Fehler begeht zum Beispiel O. Hertwig in seinem speziell der Keimblättertheorie gewidmeten Aufsatze im »Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.«

In Wirklichkeit aber ist der viel später aufgestellte Begriff von den sekundären Blättern durchaus nicht identisch mit dem BAERschen Begriffe von den »Fundamentalorganen«, worauf auch in dem allgemeinen Teile des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER (1910) hingewiesen wird. — Zu seinen Fundamental- (oder Primitiv-)organen rechnet BAER auch das Nervenrohr; hierauf schreibt er z. B., daß: ». . . die Schleimhautröhre für sich allein keine Umbildungen eingeht, sondern immer nur in Verbindung mit dem sie umgebenden Teile der Gefäßschicht. Wir müssen daher beide Schichten als ein Primitivorgan zusammenfassen und können für dasselbe das längst gebrauchte Wort Darmkanal gebrauchen« (1837, S. 64). In dem letzteren Falle ergibt sich eine sehr große Übereinstimmung dieses »Primitivorgans« mit unsern zusammengesetzten Anlagen für den Mitteldarm der Insekten.

Späterhin unterlagen die Anschauungen von BAERS wesentlichen Abänderungen. Der Begriff von den »Fundamentalorganen« oder »Primitivorganen« geriet in Vergessenheit und zu den beiden Keimblättern wurde von REMAK (1855) noch ein drittes (das mittlere oder motorisch germinative Blatt) hinzugefügt; gleichzeitig entstanden auch die Begriffe von den primären und sekundären Keimblättern, welche von den Gebrüdern HERTWIG besonders ausführlich bearbeitet wurden. Die Einwürfe von KLEINENBERG (1886), BERGH (1895) und einigen andern Autoren gegen den Begriff von dem Mesoderm hatten keinen besonderen Erfolg.

Gegenwärtig ist unsre Kenntnis von der Embryologie der Tiere indessen so weit vorgeschritten, daß selbst die eifrigsten Anhänger der Keimblättertheorie anerkennen müssen, daß die Lage in dieser Beziehung sich heutigen Tages durchaus nicht so einfach verhält, wie dies zur Zeit des Auftretens der »Cölomtheorie« der Fall war. Mir persönlich scheint es, daß ein Sichlossagen von dem Begriffe der sekundären Blätter und eine Rückkehr zu der einfacheren und umfassenderen Anschauung von K. E. VON BAER einen beträchtlichen Schritt vorwärts bedeuten wird, indem wir damit von einer bedeutenden Menge rein scholastischer Spekulationen über Mesoderm, Leibeshöhle u. a. m. befreit werden und der Auslegung der komplizierten Entwicklungsprozesse ein weiter Spielraum geboten wird.

4. Über das Dorsalorgan und die Embryonalhüllen der Insekten.

Das Dorsalorgan ist eine Bildung, welche nur bei den Embryonen der verschiedensten Arthropoden angetroffen wird. Sehr verbreitet ist diese Bildung bei den Crustacea, und zwar bei den Malacostraca, ferner bei *Limulus* und einigen Arachnoidea, unter den Myriopoden bei *Scolopendra* und von Apterygoten bei allen Collembola, *Campodea* und *Japyx*. Unlängst fand Hirschler (1909a u. b) auch bei einigen Pterygota ein Rudiment dieser Bildung. Mit einem Worte, wir haben es hier mit einem embryonalen Organe zu tun, welches für einen ganzen Typus des Tierreiches charakteristisch ist: es frägt sich nunmehr, welches die Bedeutung dieses Gebildes ist.

Es sind sehr viele Versuche unternommen worden, diese Frage zu beantworten: Fr. Müller (1864) und Grobben (1879), welche dieses Gebilde auf die Crustaceen beschränkt glaubten, leiteten es von der Nackendrüse der Phyllopoden ab; Della Valle (1893) hielt es für ein Homologon des Amnions der Insekten; J. Wagner (1896) und Nusbaum und Schreiber (1898) erblicken in dieser Bildung nur eine Anhäufung von absterbenden Zellen des Blastoderms. Zwischen den Anschauungen dieser beiden letzten Autoren finden sich indessen wesentliche Unterschiede: während Nusbaum seine Anschauung auf alle Dorsalorgane der Crustacea ausdehnt, sowohl auf die unpaaren wie auf die paarigen, tut J. Wagner dies nur in bezug auf die ersteren, indem er die paarigen für cänogenetische Bildungen in der Art der Nieren des Embryos ansieht. — Wheeler (1893), welcher das Dorsalorgan bei *Anurida maritima* erstmals ausführlich beschrieben hat, verglich dasselbe, wie auch alle ähnlichen Organe bei andern Arthropoden, einerseits mit dem eigenartigen Indusium der Locustidae, anderseits aber mit der Saugscheibe hinter dem Kopfe der Embryonen von *Clepsine*. Willey (1899) leitet das Dorsalorgan der Collembola und das Indusium der Locustidae von dem Trophoblasten ab, welcher bei den Embryonen von *Peripatus novae-britanniae* vorhanden ist. Heymons (1901) endlich erkennt letztere Homologie an, indem er gleichzeitig annimmt, daß die Dorsalorgane den Keimhüllen der Pterygota homolog sind; die Bedeutung des Auftretens der ersteren besteht darin, einen Teil der überflüssigen Ectodermschicht zu vernichten, welche Dank dem Reichtum der Eier an Dotter eine starke Wucherung erlitten hat.

Aus dieser kurzen und wohl auch unvollständigen Übersicht der verschiedenen Ansichten ist vor allem zu ersehen, daß es sich hier um zwei durchaus voneinander verschiedene Bildungen handelt. In den einen Fällen erscheinen das Dorsalorgan oder die paarigen Dorsalorgane in der Tat als eine einfache Anhäufung absterbender und an der Bildung des Rückens keinen Anteil nehmender Zellen des Blastoderms: zu dieser Kategorie gehören derartige Gebilde bei vielen Crustacea (so z. B. das unpaare Organ der Mysidae), über welche J. Wagner und NUSBAUM und SCHREIBER geschrieben haben; hierher gehört ferner zweifelsohne auch das Dorsalorgan von *Scolopendra*. Diese Bildungen verdienen natürlich nicht die Bezeichnung von »Organen« und ihr Sinn und ihre Bedeutung sind ohne weiteres verständlich. — Die andern Dorsalorgane passen gar nicht in diese Kategorie, da sie sehr frühzeitig, noch lange vor der Degeneration des primären dorsalen Integuments angelegt werden und einen deutlichen drüsigen Charakter aufweisen: hierher gehört gerade das oben von uns beschriebene Dorsalorgan von *Isotoma*, wie auch aller übrigen Collembola. Ähnliche Bildungen trifft man auch bei vielen Crustacea: ich will hier unter anderm nur auf die Beschreibung eines solchen Organes bei *Gammarus pulex* in der Arbeit von ROSSIJSKAYA-KORHEWNIKOWA (1896) hinweisen, wo aus demselben, wie bei den Collembola, das Ausfließen eines klebrigen Secretes stattfindet, vermittels dessen sich der Embryo an der Hülle befestigt. J. WAGNER ist, meiner Ansicht nach ganz mit Unrecht, bemüht auch diese Bildung auf eine Anhäufung absterbender Blastodermzellen zurückzuführen, während er doch selbst den drüsigen Charakter bei den Seitenorganen der Mysidae anerkennt. — Es ist viel bequemer die Bezeichnung »Dorsalorgan« nur in bezug auf Bildungen eben dieser Kategorie anzuwenden, die erstere dagegen ganz beiseite zu lassen.

Es liegen demnach schon Versuche vor, das Dorsalorgan von irgendeiner Bildung bei niederen Formen abzuleiten, doch wird man dieselben schwerlich als gelungen bezeichnen können. Das heute so weit verbreitete Bestreben, ein jedes embryonale Organ unbedingt auf das Rudiment eines Organs von niedriger stehenden Gruppen zurückführen zu wollen, scheint mir überhaupt keine Berechtigung zu haben, indem dabei außer acht gelassen wird, daß der Embryo auf jeder beliebigen Entwicklungsstufe der gleiche Organismus bleibt und an und für sich, nicht aber vom Gesichtspunkte einer erwachsenen Form ausgehend, betrachtet werden muß. In letzterem Verfahren muß man das Ergebnis einer schrankenlosen Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes erkennen, welches naturgemäß nicht als grundlegende Voraussetzung der Embryologie dienen kann; man wird den Wunsch aussprechen müssen, daß wir als Gegengewicht gegen diese Bestrebungen zu der alten Regel von K. E. VON BAER (1828) zurückkehren mögen, wonach die Embryonen untereinander, nicht aber mit erwachsenen Tieren zu vergleichen sind. — Was nun die rein embryonalen Organe betrifft, so finden sich unter denselben zweifellos viele Rudimente. Allein es erscheint logischerweise sehr wahrscheinlich, daß ein neues

Organ nicht nur bei der erwachsenen Form, sondern auch bei dem Embryo entstehen kann (mir persönlich scheint das Entstehen eines ganz neuen Organes nur auf letzterem Wege möglich). Ein solches zuerst bei dem Embryo entstandenes Organ kann in einigen Fällen auch auf die erwachsene Form übergehen, in andern dagegen bleibt es eine rein embryonale Bildung und besitzt unter den Embryonen seine eigne Phylogenie, wobei ihm gleichzeitig nicht die geringste phylogenetische Bedeutung im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes zukommt. In den Fällen, wo wir nicht die Möglichkeit haben ein embryonales Organ rasch und bequem auf das Rudiment irgendeiner Bildung niederer Formen zurückzuführen, scheint es mir viel richtiger, dasselbe als ein rein embryonales Organ anzusehen.

Dieser Gesichtspunkt läßt sich gerade bei den Dorsalorganen der Arthropoden besonders passend anwenden, welche aller Wahrscheinlichkeit nach bei den Ausgangsformen dieses Typus entstanden sind; dagegen dürfte es eine recht fruchtlose Arbeit sein, etwas ähnliches bei *Clepsine* und den Anneliden überhaupt suchen zu wollen. — Was die physiologische Bedeutung dieser Bildung betrifft, so kann ich mich durchaus der Auffassung J. Wagners betreffend die Seitenorgane der Mysidae anschließen, indem ich dieselbe auf alle wahren, d. h. drüsigen Dorsalorgane der Arthropodenembryonen ausdehne und der Ansicht bin, daß wir es in diesem Falle mit rein embryonalen Excretionsorganen zu tun haben. Die Notwendigkeit des Vorhandenseins derartiger Organe bei den Embryonen hat in der posthumen Arbeit des verstorbenen Faussek (1911) eine vortreffliche Beleuchtung erfahren, allein dieser Forscher sucht sie bei den Arthropoden in den Somiten der Insekten und den mesodermalen Phagocyten der Spinnen. Die Möglichkeit eines Funktionierens des Dorsalorganes als embryonale Niere, wird dadurch natürlich nicht ausgeschlossen. Die zweite Funktion des Dorsalorganes — nämlich die Befestigung des Embryos mit Hilfe eines von ihm ausgeschiedenen Secretes (d. h. eines Excretes) an der Hülle — scheint mir sekundärer Natur zu sein und ist erst nach dem Auftreten seiner excretorischer Funktion entstanden. Es ist natürlich kaum möglich, sich mit voller Gewißheit von letzterer bei den Collembola, mit ihren mikroskopisch kleinen Eiern, zu überzeugen; für diesen Zweck sind die Embryonen andrer Formen, wie z. B. von *Gammarus* und vielen andern Crustaceen durchaus geeignet.

Wir haben gesehen, daß das Dorsalorgan außerdem auch noch mit den embryonalen Hüllen der Pterygota in Verbindung gebracht worden ist (Della Valle, Heymons) und die von Heymons (1897a,

1905) entwickelte Theorie der Entstehung dieser letzteren aus dem Dorsalorgane ist das neueste auf diesem Gebiet. Bei den älteren Versuchen die Bedeutung dieser Hüllen klarzulegen, deren Zurückführung auf den Panzer der Crustaceen, auf Überreste der Trochophora usw. brauchen wir natürlich nicht zu verweilen. Nach HEYMONS ist unter den embryonalen Hüllen der Insecta die Serosa die ältere, während sich das Amnion später entwickelt hat, wie dies aus der Entwicklung von *Lepisma* und *Machilis* zu ersehen ist, bei denen die Verhältnisse einen primitiveren Charakter aufweisen, als bei den Pterygota. Was die Serosa betrifft, so ist sie dem Dorsalorgane völlig analog und homolog, was das Vorhandensein gleicher Hüllen bei den Insekten und dem Scorpion verständlich macht.

Dieses schöne Schema wurde indessen zerstört durch die Entdeckung des Homologons eines wahren Dorsalorganes bei einigen Pterygota durch HIRSCHLER (1909b), was, wie dieser Autor selbst bemerkt, auf keine Weise der Fall sein könnte, wenn die Serosa sich aus letzterem entwickelt hätte. Wir werden demnach für die Serosa eine neue Ausgangsbildung suchen müssen.

Eine derartige Bildung läßt sich am besten in dem schon oben von uns beschriebenen Hüllenectoderm der Collembola erkennen, sowie in dem außerhalb des Keimstreifens liegenden Blastoderm derjenigen Arthropoden, bei denen die Bildung der Keimblätter auf die Keimscheibe beschränkt ist; man kann dasselbe auch als Hüllenblastoderm bezeichnen, wenn es auch nicht an dem Aufbau des Rückens teilnimmt. — In dieser Hinsicht ist der oben bei *Isotoma* beschriebene Prozeß der Verwandlung eines Teiles ihres Ectoderms in Hüllenectoderm, eines andern Teiles — in embryonales Ectoderm, unzweifelhaft ursprünglicher als der bei den Embryonen der meisten Arthropoden beobachtete Unterschied zwischen dem Keimstreifen mit seinen zwei primären Blättern und dem extraembryonalen Blastoderm. Es kann nicht der geringste Zweifel darüber bestehen, daß ursprünglich das ganze Blastoderm, worauf auch schon HEYMONS (1896a) und HIRSCHLER (1909b) hingewiesen haben, für die Bildung des Embryos verwendet wurde, und daß erst infolge einer größeren Überfüllung der Eier mit Dotter schließlich eine Teilung des Blastoderms in einen embryonalen und einen extraembryonalen Abschnitt stattgefunden hat. Die Entwicklung des unteren Blattes unterhalb der gesamten Eioberfläche erscheint bei *Isotoma* gerade als der Überrest jener früheren primitiveren Verhältnisse.

Das Schicksal des Hüllenectoderms von *Isotoma* ist oben ausführlich von uns beschrieben worden. Es entsteht aus dem anfangs überall gleichartigen Ectoderm durch Verwandlung eines Teiles dieses letzteren in flache, spärlich auf der dorsalen und den lateralen Seiten des Embryos zerstreuten Zellen. Diese Zellen spielen ziemlich lange Zeit hindurch die Rolle eines primären Integuments des Rückens und der Seiten, gehen aber nicht als solche auf die erwachsene Form über, indem sie während der vierten Entwicklungsperiode durch das nach oben wachsende Ectoderm des Keimstreifens verdrängt werden. Letzterer Vorgang erinnert außerordentlich an den Prozeß der Verdrängung des Amnions (nach der Reduktion der Serosa) durch das definitive Ectoderm bei vielen Pterygoten. Auch die Collembola sind demnach, gleich *Lepisma* und *Machilis*, für welche dies von Heymons (1897a, 1905) festgestellt worden ist, durchaus nicht im vollen Sinne des Wortes »Insecta anamnia«, wie man dies früher annahm: sie besitzen allerdings noch keine wahren zelligen Hüllen, wie bei den Pterygota, allein die Rolle der Serosa und des Amnions spielt bei ihnen das Hüllenectoderm, welches anfänglich ebenfalls eine primäre Hülle des Rückens darstellt, später aber durch das definitive Ectoderm ersetzt wird. — Der Ursprung des Hüllenectoderms während des Prozesses der Entwicklung ist derselbe, wie bei der Serosa und dem Amnion bei den höheren Insekten [vgl. namentlich die Beobachtungen von Hirschler über *Donacia* (1909b)], ihr definitives Schicksal das gleiche: wir haben es demnach mit einander durchaus homologen Bildungen zu tun. Allerdings umwachsen die zelligen Hüllen bei den Pterygota den Embryo, allein dies ist bei *Machilis* in keiner Weise der Fall, wo der ganze Unterschied von den Collembola hauptsächlich darauf beruht, daß das extraembryonale Hüllenectoderm (hier eigentlich schon Hüllenblastoderm) sich bereits in zwei Teile differenziert hat — die Proserosa und das Proamnion —, welche nach den Untersuchungen von R. und H. Heymons der Serosa und dem Amnion der Insekten homolog sind. Mit einem Worte, in dem Hüllenectoderm der Collembola besitzen wir gerade jenes Ausgangsglied, durch welches der Ursprung der embryonalen Hüllen der Insekten völlig klargelegt wird, und wir erhalten nachstehende Reihe:

Collembola und wahrscheinlich Diplura.	*Machilis*	*Lepisma*	Pterygota
Hüllenectoderm ↗	proserosa ⟶	serosa ⟶	serosa
↘	proamnion ⟶	amnion (eigenartig) ⟶	amnion

Ein zwar das primäre Integument des Rückens bildendes, aber nicht auf die erwachsene Form übergehendes Hüllenectoderm ist nicht für die

Collembola allein charakteristisch, sondern ist augenscheinlich auch bei vielen andern Arthropoden verbreitet, allein hier schon in Gestalt eines Hüllenblastoderms oder extraembryonalen Blastoderms, indem die Blätter hier auf den Keimstreifen beschränkt sind. Die meisten Autoren haben diesem extraembryonalen Blastoderm keine besondere Bedeutung zugemessen, indem sie größtenteils annehmen, dasselbe nehme späterhin an der Bildung des Rückens des erwachsenen Tieres Teil. Es liegen indessen einige Beobachtungen vor, welche einer solchen Annahme direkt widersprechen.

Was die Crustaceen betrifft, so ist hier dieser Frage von J. Wagner (1896) besondere Beachtung geschenkt worden. Dieser Autor bezeichnet die Zellen des extraembryonalen Blastoderms als Vitellocyten und stellt fest, daß derartige Vitellocyten bei *Neomysis* nur das primäre Rückenintegument bilden, später aber degenerieren, und daß der Rücken des erwachsenen Tieres aus dem nach oben wuchernden Ectoderm des Keimstreifens gebildet wird. Offenbar liegen hier die gleichen Verhältnisse vor, wie bei unsrer *Isotoma*, wobei das Hüllenectoderm durch eine Schicht von Vitellocyten (Hüllenblastoderm) ersetzt wird. Es läßt sich wohl kaum annehmen, daß *Neomysis* eine Ausnahme unter allen andern Crustaceen bildet. — Bezüglich der Arachnoideen kann ich eine ganz bestimmte Angabe von Schimkewitsch betreffend die Embryonen von *Telyphonus* anführen, wonach bei ihnen ähnliche flache Vitellocyten durch cylindrische Zellen des Ectoderms ersetzt werden (1906, S. 24 des Separatabdr.), d. h. auch hier ist das Wesen des Prozesses offenbar das gleiche. Bei *Scolopendra* nimmt indessen die von einschichtigem Ectoderm (d. h. Blastoderm) gebildete Membrana dorsalis nach Heymons (1901) Anteil an dem Aufbau des Rückens des erwachsenen Tieres, obgleich ein Teil ihrer Zellen ebenfalls degeneriert.

Jedenfalls werden wir annehmen können, daß im Zusammenhange mit der Bereicherung der Arthropodeneier an Dotter bei ihnen eine Einteilung der Eioberfläche in eine Regio germinalis, oder den Keimstreifen, und eine Regio embryonalis eintritt, welch letztere bei den Embryonen der Collembola vom Hüllenectoderm bedeckt ist (was mit dem Umstande zusammenhängt, daß bei ihnen die Elemente des unteren Blattes unter der gesamten Eioberfläche entwickelt sind), bei den meisten Formen aber einfach vom Blastoderm. Gerade aus diesem Hüllenblastoderm entstehen bei den Insekten während ihrer Entwicklung deren embryonale Hüllen, während dieses, wie das Hüllenectoderm der Collembola, bei gewissen (wenn nicht bei den meisten) andern Arthropoden späterhin degeneriert und durch das definitive Ectoderm ersetzt wird. In diesem Hüllenblastoderm und Hüllenectoderm haben wir es denn auch mit jenen Bildungen zu tun, aus denen die zelligen Hüllen der Insektenembryonen hervorgegangen sind, wie auch diejenigen bei den Scorpionen, wobei die Übereinstimmung in den Keimhüllen so weit voneinander stehender Formen von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet ganz begreiflich erscheint.

Was die cuticularen embryonalen Hüllen der Collembola betrifft, so haben dieselben mit denjenigen Bildungen, von denen oben die Rede war, natürlich nichts zu tun, und ihr Zusammenhang mit dem Dorsalorgan ist erst secundär zustande gekommen. Derartige embryonale Cuticulae sind auch bei vielen andern Arthropoden bekannt: unter den Crustaceen bei den Malacostraca (wo bisweilen, wie bei *Gammarus pulex,* ebenfalls ein Zusammenhang zwischen einer solchen Hülle und dem Dorsalorgane besteht), bei vielen Arachnoideen (Spinnen, Milben, Pentastomiden), endlich bei den Myriopoden. Es muß hervorgehoben werden, daß bisweilen auch bei den Pterygoten etwas diesen Cuticulae Ähnliches beobachtet wird, wobei die cuticulare Hülle hier durch die Serosa abgeschieden wird, was, nebenbei bemerkt, einen weiteren Beweis für deren Homologie mit dem Hüllenectoderm abgibt. Eine derartige Abscheidung einer Cuticula durch die Serosa wurde erstmals von Graber bei *Melolontha* beschrieben [ich zitiere nach Heider (1892)], hierauf von Wheeler (1893) bei *Xiphidium* und von Selys-Longchamps (1904) bei *Tenebrio molitor* beobachtet. Der gleiche Vorgang findet nach Heymons (1897a) auch bei *Lepisma* statt.

In seiner Arbeit über die Entwicklung von *Scolopendra* (1901) bezeichnet der letztgenannte Autor die Abscheidung einer embryonalen Cuticula bei dieser Form einfach als eine Häutung, und man wird sich hiermit ganz einverstanden erklären können. Wir haben es hier demnach mit einer Übertragung desjenigen Prozesses in das embryonale Leben zu tun, welcher eigentlich während der postembryonalen Entwicklung vor sich gehen sollte: vielleicht weist dieses Verhalten auf eine einstmals stattgehabte und nunmehr verschwundene Anamorphose hin.

Wir gelangen demnach zu dem Schlusse, daß das Dorsalorgan und die zelligen Keimhüllen der Insekten voneinander ganz unabhängig sind; ersteres ist ein rein embryonales (am ehesten wohl excretorisches) Organ der Arthropodenembryonen, letztere sind aus dem nicht am Aufbau des Embryokörpers beteiligten Blastoderm oder Hüllenectoderm bei den niedersten Formen entstanden; die Abscheidung der embryonalen Cuticulae bei den Collembola und vielen andern Arthropoden ist weiter nichts als eine Häutung des Embryos.

5. Apterygoten und Diplopoden.

Nachdem der größte Teil der vorliegenden Arbeit bereits niedergeschrieben war, wurde ich mit der kürzlich erschienenen russischen Arbeit von Lignau über die Entwicklung von *Polydesmus abchasius* (1911b) bekannt, deren vorläufige Mitteilung (1911a) bereits oben erwähnt worden ist. Die Angaben dieses Autors bieten indessen so viel Interesse für uns, daß es vorzuziehen ist, dieselben hier abgesondert zu besprechen.

Als die nächsten Verwandten der Insekten werden gewöhnlich *Scolopendrella* und hierauf die Chilopoden angesehen; die Diplopoden dagegen gelten als eine weiter von den Insekten entfernt stehende Gruppe. »Die Diplopoden dürften überhaupt wegen ihrer entfernten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Insekten als Vergleichsobjekte kaum geeignet sein« schreibt zum Beispiel Heymons (1896a, S. 13). Diese Ansicht finden wir meist auch in den Lehrbüchern vertreten. — Bei dem Studium der phagocytären Organe von *Ctenolepisma lineata* (1907) und hierauf der Kopfdrüsen der Diplura und Thysanura (1908) bin ich indessen zu einem direkt entgegengesetzten Schlusse gelangt, und zwar daß alle Verhältnisse (und zwar die primitiveren) bei den Apterygota viel mehr an die Diplopoda erinnern, als an die Chilopoda. Diese Auffassung wird durch die Arbeit von Lignau vollauf bestätigt, welcher, ohne die Entwicklung der Apterygota in Betracht ziehen zu können, dennoch zu dem Schlusse gelangte, daß »die Klasse der Diplopoda enger mit der Klasse der Insecta verknüpft ist, während die Klasse der Chilopoda einen äußerst eigenartigen Charakter aufweist und in ihrer Stellung einsam dasteht.« Die Berechtigung einer solchen Annahme tritt noch deutlicher zutage, wenn man die Angaben über die Entwicklung von *Isotoma cinerea* mit den Beobachtungen von Lignau über *Polydesmus* vergleicht.

Vor allem fällt hierbei die außerordentliche Übereinstimmung in der Furchung der Eier beider Formen in die Augen, wobei sich dieselbe sogar auch auf geringste Einzelheiten erstreckt. Wie bei *Isotoma*, so ist auch bei *Polydesmus* die Furchung eine totale und äquale, und führt zu der Bildung einer kompakten Morula aus äußeren und inneren Blastomeren und zwar ist das erste Auftreten letzterer auch hier mit dem 16zelligen Stadium verknüpft. Dank dem Hervorwandern der plasmatischen Massen der äußeren Blastomeren an die Oberfläche entsteht das Blastoderm, und hauptsächlich aus den inneren werden die Dotterzellen gebildet. Bei den Diplopoda und Collembola haben wir es demnach im Gegensatz zu den andern Myriopoden und Insekten mit einem zweifellos primitiveren Furchungstypus zu tun. — Eine so frühzeitig wie bei unsrer *Isotoma* auftretende Genitalanlage hat Lignau nicht beobachtet, jedenfalls aber haben wir auch bei *Polydesmus* eine frühzeitige und von den Keimblättern unabhängige Sonderung eines Häufchens von Genitalzellen am hinteren Ende des Embryos aus dem Blastoderm der Bauchseite: der Autor selbst bemerkt, daß dieser Prozeß außerordentlich an die von Heymons für die Orthopteren beschriebenen Verhältnisse erinnert. Dieser neue Fall einer frühen Differenzierung der Genitalzellen, und dazu noch bei den Myriopoden, dient wiederum als Beweismaterial für den oben von uns entwickelten Gesichtspunkt.

Außerordentlich interessant ist die Bildung der Keimblätter bei *Polydesmus abchasius*. Zuerst bildet sich das Mesoderm in Gestalt zweier mehr oder weniger lokalisierter Bezirke zu beiden Seiten des Eies: wie dies aus der Beschreibung sowie aus den Abbildungen des Autors zu ersehen ist, umfassen diese Bezirke im großen ganzen fast das gesamte Ei. Die Elemente des Mesoderms bilden sich aus dem Blastoderm durch Teilung und Einwanderung seiner Zellen an diesen Stellen, was denn schließlich ein Zerfallen desselben in zwei Schichten zur Folge hat. Das Entoderm entsteht längs der Medianlinie der Bauchseite in Gestalt eines »Medianstreifens« und dringt dann, indem es sich rasch von dem Blastoderm absondert, in Gestalt eines massiven Stranges in den Dotter ein. Die den Medianstreifen des Keimfleckes bildenden Elemente entstehen auf dessen ganzer Ausdehnung durch Teilung der Blastodermzellen; außerdem findet sich in dessen vorderem Teile eine schwache Andeutung einer Invaginationsfurche. Aus dem massiven entodermalen Strange im Dotter entsteht später der Mitteldarm.

Lassen wir die Teilung in Mesoderm und Entoderm für einen Augenblick außer acht und sprechen nur von dem unteren Blatt, so ist der Absonderungsprozeß dieses letzteren bei *Polydesmus* zweifellos genau der gleiche, wie bei unsrer *Isotoma*. Hier wie dort wird das untere Blatt diffus unter der gesamten Oberfläche des Blastoderms gebildet [hierfür sprechen die Worte Lignaus: »mit dem Auftreten des Mesoblasts und des Entoderms muß die gesamte äußere Bedeckung des Eies als Ectoderm bezeichnet werden« (S. 67)]; dabei geht seine Absonderung durch Teilung und Einwanderung der Blastodermzellen vor sich, d. h. durch multipolare Immigration. Die kurze Invaginationsfurche am vorderen Ende des »Medianstreifens« stört diese Auffassung in keiner Weise, indem sie offenbar eine sehr unbedeutende Rolle spielt und sich, wie mir scheint, gleichsam noch während ihres Entstehungsprozesses befindet. Mit einem Worte, wir haben es bei *Polydesmus* mit einem neuen Falle einer Bildung des unteren Blattes durch multipolare Immigration zu tun, von deren Bedeutung bereits oben die Rede gewesen ist.

Einen in der Tat wesentlichen Unterschied zwischen *Polydesmus* und unsrer *Isotoma cinerea* und auch den meisten andern Insekten bildet die scharfe Abgrenzung in Zeit und Raum der beiden sekundären Keimblätter, so daß man hier mit vollem Rechte von Entoderm und Mesoderm sprechen kann. Dabei kann leicht der Eindruck entstehen, als ob bei den Diplopoda gleichsam ein primärer Fall im Vergleiche mit den Insekten vorliege: bei ersteren sind Entoderm und Mesoderm unabhängig voneinander, bei letzteren verschmelzen sie rein sekundär zu einem gemeinsamen unteren Blatte. Den gegenwärtig bestehenden Verhältnissen bei der Entwicklung der Insekten mußte demnach wahrscheinlich eine scharfe Absonderung der sekundären Keimblätter vorangegangen sein, wie sie jetzt noch bei *Polydesmus* vorliegt.

Selbst wenn eine derartige Annahme richtig wäre, so würde dies natürlich unsere Ansicht von der größeren Bequemlichkeit, bei der Mehrzahl der Insekten statt der sekundären Blätter zusammengesetzte Primitivanlagen zu unterscheiden, nicht ausschließen. Ich persönlich halte es indessen für wahrscheinlicher, daß bei *Polydesmus* bei der Entwicklung der Blätter eher sekundäre als primäre Verhältnisse vorwalten. Als letztere wird man, wie mir scheint, stets die anfängliche Absonderung der beiden primären Blätter — des oberen und des unteren — ansehen müssen, worauf dann erst die Differenzierung dreier sekundärer Blätter folgt — des Ectoderms, des Entoderms und des Mesoderms. Hier hingegen entstehen die letzteren einzeln, wobei das Mesoderm sich vor dem Entoderm absondert, und ich vermute, daß derartige Verhältnisse (wie die ihnen völlig analogen unter den Insekten, so z. B. bei *Chalicodoma*) rein sekundär entstanden sind und daß ihnen ein Stadium mit ursprünglicher Teilung des Blastoderms in die zwei primären Keimblätter vorangegangen ist.

In dem Entoderm und dem Ectoderm von *Polydesmus* erblicke ich nur die Primitivanlagen, in welche sein unteres Blatt zerfällt und die vielleicht mit den gleichen Anlagen bei *Chalicodoma* völlig übereinstimmen, den Primitivanlagen vieler andrer Insekten aber nicht völlig homolog sind.

Bis jetzt wurde angenommen, daß die Krümmung der Embryonen bei den Diplopoda eine ganz andre sei, als bei den Chilopoda und den Apterygota: als äußerst wichtig ist eine Beobachtung von Lignau anzusehen, auf Grund deren er die Tatsache feststellen konnte, daß bei *Polydesmus* (und auf Grund früherer Arbeiten wohl auch bei andern Formen) keinerlei Unterschied in dieser Beziehung besteht. Der Embryo von *Polydesmus* hat ursprünglich eine dorsale Krümmung, allein später tritt eine Querfurche auf und die dorsale Krümmung wird durch eine ventrale ersetzt. — Äußerst wichtig ist auch die volle Bestätigung der Angaben von Heymons (1897c) und Silvestri (1898) über das Vorhandensein eines postmaxillaren Segmentes, was eine vollkommene Analogie zwischen dem Bestande des Kopfes bei den Diplopoden einerseits und den Insekten anderseits ermöglichte.

In bezug auf die Entwicklung der Kopfdrüsen scheint Lignau in einen Irrtum zu verfallen. Die mesodermale Abstammung des einen Paares derselben, und zwar der tubulösen Drüsen [deren Bau und secretorische Fähigkeit dieselben sind, wie bei den tubulösen Kopfdrüsen der Apterygota — Bruntz (1904a)], ist schon in der älteren Arbeit von Heathcote (1886) vermerkt worden. Lignau hat die ersten Stadien in der Entwicklung dieser Drüsen nicht gesehen, nimmt aber auf Grund indirekter Schlußfolgerungen an, daß die ganze tubulöse Drüse aus dem Ectoderm entsteht, und nur einen Kanal der hinteren, aus dem Mesoderm entstehenden Speicheldrüse darstellt. — Dieser Annahme widersprechen vor allem die rein anatomischen Befunde von Krug (1907), Effenberger (1909) und Wernitzsch (1910), welche diese Verhältnisse bei verschiedenen Diplopoda untersucht haben: beide Drüsenpaare sind (wie auch bei den Apterygota) gänzlich unabhängig voneinander und der Charakter der hinteren Speicheldrüse spricht gegen deren mesodermalen Ursprung, während die tubulösen Drüsen den nephridialen Speicheldrüsen bei *Peripatus* äußerst ähnlich sind. Zweitens hat die von Lignau beobachtete erste Anlage der tubulösen Drüse (vgl. S. 162, 163 und Fig. 2 im Texte seiner Arbeit) eine außerordentliche Ähnlichkeit mit der Anlage der tubulösen Drüse unsrer *Isotoma*, wie sie auf der Fig. 70 abgebildet ist. Die Entstehung dieser letzteren aus dem Somiten des zweiten Maxillarsegmentes wurde von uns sicher festgestellt, was zu der Annahme veranlaßt, daß die alte Beobachtung von Heathcote völlig richtig ist, und daß Lignau sich geirrt hat, indem er die tubulöse Drüse von *Polydesmus* für eine ectodermale Bildung hielt.

Die Vergleichung der Befunde von LIGNAU über die Entwicklung von *Polydesmus abchasius* mit unsern Beobachtungen über die Entwicklung von *Isotoma cinerea* bestätigen demnach durchaus dessen Auffassung, wonach nicht die Chilopoda, sondern die Diplopoda den Insekten näher stehen, indem sie uns gleichzeitig zeigt, daß letztere besonders viel mit den Apterygota gemein haben. Diese Tatsache wird durchaus verständlich, wenn wir anerkennen, daß nicht nur die Apterygoten die niedersten Insekten sind, sondern auch daß die Diplopoden (mit den Symphyla und Pauropoda) die niedersten Myriopoden dartellen, die Chilopoden dagegen eine höher stehende und spezialisierte Gruppe. Zugunsten der größeren Ursprünglichkeit der Diplopoda spricht, abgesehen von ihrer Embryologie, auch noch eine ganze Reihe anatomischer Angaben, wie auch ihr Auftreten in der Geologie in älteren Schichten. Augenscheinlich haben wir es hier mit der Tatsache einer größeren gegenseitigen Nähe zwischen den niedersten Vertretern zweier Gruppen (der Myriopoden und Insekten) zu tun, welche sich aus einer gemeinsamen Wurzel entwickelt haben.

Ich glaube letzteres hervorheben zu müssen, obgleich die Theorie der Abstammung dieser Arthropoden von gemeinsamen Vorfahren in der Art der Onychophora fast allgemeine Anerkennung gefunden hat. Gegenwärtig ist das Interesse an phylogenetischen Spekulationen fast völlig geschwunden, was man im allgemeinen als eine recht erfreuliche Tatsache begrüßen muß, dafür ist aber die Phylogenie aus den Händen der Morphologen in die Hände der Systematiker übergegangen, welche unter geringer Berücksichtigung der anatomischen und embryologischen Befunde in diesem Gebiete nicht selten mehr als kühne und völlig unwahrscheinliche Hypothesen aufstellen. Hierher gehört vor allen die Hypothese von HANDLIRSCH (1908) über die Abstammung der Insekten von den Trilobiten, wobei dieser Autor keinen Anstand nimmt, nicht nur die Myriopoden, sondern sogar die Campodeoidea und Collembola (sic!) direkt von letzteren als selbständige Reihen abzuleiten.

Die Versündigungen der alten Phylogenie waren natürlich nicht gering, doch hat letztere eine Reihe wertvoller und unbestreitbarer Tatsachen ergeben, welche als dauerhafte Eroberungen der Zoologie gelten müssen und vor den Versuchen zu schützen sind, sie durch solche Spekulationen zu ersetzen, wie die Phylogenie der Arthropoden nach HANDLIRSCH.

Zu solch wertvollen Beiträgen von Seiten der alten phylogenetischen Richtung gehört zum Beispiele die Lehre von der Evolution der Wirbeltiere, hierher gehört auch die Campodea- (oder besser Insekten-) — Myriopoden — Peripatustheorie, wie HANDLIRSCH dieselbe nennt.

München, im Februar 1912.

Literaturverzeichnis.

1828. BÄR, Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. I. Teil. Königsberg.
1837. — II. Teil. Königsberg.
1879. BARROIS, Développement des Podurelles. Assoc. Franc. p. l'avance des Sciences. 7 séss.
1903. BECKER, Zur vergleichenden Anatomie der Kopfdrüsen bei den Collembolen. (Russisch.) Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. etc. de Moscou. 98.
1895. BERGH, Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden.
1909. BERLESE, Monografia dei Myrientomata. Redia. 6.
1901. BÖRNER, Zur Kenntnis der Apterygoten-Fauna Bremens und der Nachbardistrikte. Abh. Ver. Bremen. Bd. XVII.
1904. — Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. Bd. XXVII.
1906. — Das System der Collembolen nebst Beschreibung neuer Collembolen des Hamburg. Naturhist. Mus. Jahrb. wiss. Anst. Hamburg. Bd. XXIII.
1894—95. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII, LIX.
1904a. BRUNTZ, Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol. 20.
1904b. — Les reins labiaux des Thysanoures. Arch. Zool. Exp. (4), 2.
1908. — Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures. Arch. Zool. Exp. (4), 9.
1897. CARRIÈRE und BÜRGER, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria) im Ei. Nova Acta Ac. Leop. Car. Bd. LXIX.
1891. CHOLODKOVSKY, Die Entwicklung von Phyllodromia germanica. Mém. Ac. St. Petersb. (7), 38.
1895. — Zur Embryologie der Diplopoden (Russisch). Trav. Soc. Imp. Natur. Pétersb. T. XXVI.
1898. CLAYPOLE, The embryology and oogenesis of Anurida maritima. Journ. of Morph. Vol. XIV.
1904. CZERSKI, Die Entwicklung der Mitteldarmanlage bei Meloe violaceus. Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. Bd. II.
1900. DEEGENER, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.
1893. DELLA VALLE, Gammarini. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. Bd. XX.
1904. DICKEL, Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII.

1909. Effenberger, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLIV.

1900. Escherich, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Ac. Leop. Car. Bd. LXXVII.

1902. Evans, The development of Eoperipatus weldoni. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLV.

1891. Faussek, Studien über die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Phalangiden. (Russisch.) Trav. Soc. Imp. Natur. Pétersb. T. XXII.

1911. — Vergleichend-embryologische Studien (Zur Frage über die Bedeutung der Cölomhöhlen). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII.

1899. Folsom, The anatomy and physiology of the mouth-parts of the Collembola, Orchesella cincta. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXXV.

1900. — The development of the mouth-parts of Anurida maritima. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXXVI.

1906. Friederichs, Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta Ac. Leop. Car. Bd. LXXXV.

1884. Grassi, Intorno allo sviluppo d'api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia (3), 18.

1886. — I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. L' Japyx e la Campodea. Atti Accad. Gioenia (3), 19.

1888. — Anatomia comparata dei Tisanuri. Atti Accad. Lincei (4), 4.

1879. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II.

1889. Haase, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. Bd. XV.

1897. Häcker, Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIX.

1910. Hamburger, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Argyroneta aquatica. I. Die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darmapparates und seiner Anhangsgebilde. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI.

1910. Hammerschmidt, Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV.

1906—1908. Handlirsch, Die fossilen Insekten. Leipzig.

1893. Hansen, Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. Bd. XVI.

1911. Hasper, Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXXI.

1886. Heathcote, The early development of Julus terrestris. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI.

1909. Hegner, The origin and early history of the germ-cells of some Chrysomelid-Beetles. Journ. Morph. Vol. XX.

1889. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena.

1881. O. und R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena.

1891. R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII.

1895. — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.

1896a. R. Heymons, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. Ak. Wiss. Berlin.

1896b. — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecta apterygota. Sitzber. Akad. Berlin. Bd. LI.

1897a. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII.

1897b. — Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzber. Ges. Naturf. Berlin.

1897c. — Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin.

1901. — Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica. Bd. XXXIII.

1905. — Sur les premières phases du développement de Galeodes caspius. C. R. 6. Congrès Intern. Zool.

1905. R. und H. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verh. D. Zool. Ges. Bd. XV.

1906. Hirschler, Embryologische Untersuchungen an Catocala nupta. Bullet. Acad. Cracovie.

1909a. — Über die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei Gastroidea viridula. Bullet. Acad. Cracovie.

1909b. — Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

1904. Hoffmann, Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz. Bd. XXVIII.

1905. — Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus. II. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII.

1908. — Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus. III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX.

1911. — Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. (Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von Tomocerus plumbeus). Zool. Anz. Bd. XXXVII.

1849. Huxley, On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CXXXIX.

1909. Kautsch, Über die Entwicklung von Agleena labyrinthica. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXVIII.

1910a. — Über die Entwicklung von Agleena labyrinthica. II. Teil. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXX.

1910b. — Über die Entwicklung von Spinnenembryonen unter dem Einfluß des Experiments. Arch. Entw. Mech. Bd. XXX.

1885—1886. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus edwardsii und Peripatus torquatus. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. VII, VIII.

1886. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.

1900. Knower, The embryology of a termite, Eutermes (Rippertii?). Journ. Morph. Vol. XVI.

1892. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. Spez. Teil. Bd. II.

1902—1910. — Allgemeiner Teil. Lief. 1—4.

1871. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. St. Petersb. (7), 16.

1886. — Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl. Bd. VI.

1907. Krug, Beiträge zur Anatomie der Gattung Julus. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XLII.

1903. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXVIII.

1898. Lécaillon, Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Arch. Anat. Micr. 2.

1883. Lemoine, Recherches sur le développement des Podurelles. Assoc. Franc. Congrès de la Rochelle.

1911a. Lignau, Über die Entwicklung des Polydesmus abchasius. Zool. Anz. Bd. XXXVII.

1911b. — Die Embryonalentwicklung des Polydesmus abchasius. Ein Beitrag zur Morphologie der Diplopoden. (Russisch.) Mém. Soc. Nat. Odessa. T. XXXVIII.

1900. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX.

1908. — Entwicklungsgeschichte der Tiere. Bd. I. (Göschen).

1866. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.

1886. — Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien.

1901. E. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV.

1909. Montgomery, The development of Theridium, an Araneid, up to the stage of reversion. Journ. Morph. Vol. XX.

1864. F. Müller, Für Darwin. Leipzig.

1842. Nicolet, Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles. Nouv. Mém. Soc. Helv. 6.

1901. Noack, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.

1891. Nusbaum, Przyczynek do embryologii Meloe proscarabaeus. Lemberg.

1898. Nusbaum und Schreiber, Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Centralbl. Bd. XVIII.

1906. Nusbaum und Fulinski, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica. Zool. Anz. Bd. XXX.

1909. — Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei Gryllotalpa vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII.

1871. Packard, Embryological studies on Diplax, Perithemis and Thysanurous genus Isotoma. Mem. Peabody Acad. Vol. I.

1899. Pedaschenko, Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. Pétersb. Vol. XXVI.

1903. Petrunkewitsch, Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XVII.

1905a. Philiptschenko, Zur Anatomie der Campodea staphylinus. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. Pétersb. T. XXXV.

1905b. — Die niederen Insekten der Umgebung von Bologoje. (Russisch.) Trav. Stat. biol. Soc. Nat. Pétersb. T. II.

1906. — Anatomische Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXV.

1907. — Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. I. Über die excretorischen und phagocytären Organe von Ctenolepisma lineata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII.

1908. — Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. II. Über die Kopfdrüsen der Thysanuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI.

1912. — Zur Kenntnis der Apterygotenembryologie. Zool. Anz. Bd. XXXIX.

1900. Prowazek, Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XII.

1898. Rabito, Sull'origine dell'intestino medio nella Mantis religiosa. Natur. Sicil. 2.

1840. Reichert, Das Entwicklungsleben im Wirbeltierreiche. Berlin.

1855. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin.

1911a. Rimsky-Korsakow, Über die systematische Stellung der Protura Silvestri. Zool. Anz. Bd. XXXVII.

1911b. — Über die Organisation der Protura Silvestri. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. Petersb. T. XLII.

1896. Rossijskaya-Koschewnikowa, Étude sur le développement embryonnaire du Gammarus pulex. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou (2), 10.

1886. Ryder, The development of Anurida maritima. Amer. Natur. Vol. XX.

1907. Saling, Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI.

1898. W. Schimkewitsch, Über die Entwicklung des Darmkanals bei einigen Arachniden. (Russisch.) Trav. Soc. Nat. Petersb. T. XXIX.

1906. — Über die Entwicklung von Telyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen andrer Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXI.

1911. W. und L. Schimkewitsch, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. Bull. Ac. Imp. St. Petersb.

1904. Schwangart, Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI.

1905. — Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biol. Centralbl. Bd. XXV.

1906. — Über die Beziehungen zwischen Darm- und Blutzellenbildung bei Endromis versicolor. (Ein Beitrag zur Endothelfrage). Sitzber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. XXII.

1899. Schwartze, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI.

1885—1888. Sedgwick, The development of the Cape-species of Peripatus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV—XXVIII.

1904. Selys Longchamps, Recherches sur le développement embryonnaire du premier segment abdominal chez Tenebrio molitor. Bull. Ac. Sc. Belge.

1898. Silvestri, Sulla morfologia dei Diplopodi. III. Sviluppo del Pachyiulus communis. Atti Acad. Lincei. 7.

1907. Silvestri, Descrizione di un nuovo genere di insetti Apterygoti. Boll. Lab. Zool. Scuola Agric. Portici. 1.

1909. — Nuova specie di Acerentomidae (Protura). Atti Accad. Lincei. 18.

1902. Toyama, Contributions to the study of silk-worms. 1. On the embryology of the silk-worm. Bull. Coll. Agric. Tokyo Univ. Vol. V.

1903. Tschuproff, Über die Entwicklung der Keimblätter bei Libellen. Zool. Anz. Bd. XXVII.

1871. Tullberg, Sveriges Podurider. K. Sv. Akad. Handl. X.

1875. Uljanin, Beobachtungen über die Entwicklung der Poduriden. Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. etc. de Moscou. T. XVI.

1897a. Uzel, Vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. Bd. XX.

1897b. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus. Zool. Anz. Bd. XX.

1898. — Studien über die Entwicklung der Apterygoten Insekten. Königgrätz.

1905. Vejdovsky, Zur Hämocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII.

1891. Viallanes, Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (Mantis religiosa). Ann. Sc. Nat. (7), 11.

1896. Jul. Wagner, Einige Beobachtungen über die embryonale Entwicklung von Neomysis vulgaris var. baltica. Trav. Soc. Nat. Petersbourg. T. XXVI.

1910. Wernitsch, Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XLVI.

1889. Wheeler, The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph. Vol. III.

1893. — A contribution to insect embryology. Journ. Morph. Vol. VIII.

1888. Will, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. III.

1897. Willem et Labbe, Le tube ventral et les glandes céphaliques des Sminthures. Ann. Soc. Ent. Belg. 41.

1900. Willem, Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. Ac. R. Belg. 58.

1901. — Les glandes céphaliques des Orcheselles. Arch. Biol. 17.

1899. Willey, Trophoblast and serosa. A contribution to the morphology of the embryonic membranes of insects. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLI.

1889. Woodworth, Studies on the embryological development of Euvanessa antiopa. Butterflies Eastern Unit. States. Cambridge.

1883. Zograf, Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von Geophilus ferrugineus und Geophilus proximus. (Russisch.) Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. etc. de Moscou. T. XLIII.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Abkürzungen:

a, Anus;
Abd $_{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6}$, Abdominalsegmente (erstes, zweites usw.);
abd $_{1,\ 3,\ 4}$, abdominale Extremitäten (des ersten, dritten, vierten Segmentes);
aDO, Anlage des Dorsalorganes;
ah_1, hervortretende erste Embryonalhülle;
ant, Antenne;
bl, Blastoderm;
cbl, Cardioblasten;
ch, Chorion;
D, Mitteldarm;
db, Dotterbezirke;
Dc, Deutocerebrum;
dDa, diffuse Mitteldarmanlage;
dk, Dotterkerne;
dku, Dotterkügelchen;
DO, Dorsalorgan;
dz, Dotterzellen;
e, Einwanderung einer Zelle des unteren Blattes aus dem Blastoderm;
ect, Ectoderm;
etd, Endbläschen der tubulösen Kopfdrüse;
f, Furche;
fh, Furchungshöhle;
fk, Fettkörper;
frc, Springgabel (Furca);
fz, Furchungszellen;
g, Genitalanlage;
gd, Genitalgang;
ggl, Ganglion;
ggl abd, Abdominalganglion;
ggl th, Thoracalganglion;
gon, Gonade;
gz, Genitalzellen;
h_1, erste cuticulare Embryonalhülle;
h_2, zweite cuticulare Embryonalhülle;
hDa, hintere Mitteldarmanlage;
he, Hüllenectoderm;
hgl, hintere Grenzlamelle;
hyp, Hypodermis;
hz, Herz;
isb, medialer Strang des unteren Blattes zwischen den Somiten;
Kl, Kopflappen;
ktd, Kanal der tubulösen Kopfdrüse;
lbr, Oberlippe;
l.sub, Laminae subanales;
Md, Mandibularsegment;
md, Mandibeln;
mf, Mundfalte;
mm, Anlage der Muscularis des Vorder- oder Hinterdarmes;
msk, Muskeln;
Mx_1, Segment der ersten Maxillen;
mx_1, erste Maxillen;
Mx_2, Segment der zweiten Maxillen;
mx_2, zweite Maxillen;
n, Nervensystem;
nbl, Neuroblasten;
oc, Ocellen;
osg, oberes Schlundganglion;
owe, aus dem Keimstreifen nach oben (dorsalwärts) wucherndes Ectoderm;
pa, Plasmaanhäufung im Dotter eines Blastomers;
par, Paracyten;
pi, centrale Anhäufung des Plasmas im Ei (Plasmainsel);
plp, Palpus;
Prc, Protocerebrum;
prd, Proctodäum;
prgl, Paraglossae;
pst, fibrilläre Substanz (Punktsubstanz) des Nervensystems;
ret, Retinaculum;
segm, in Bildung begriffene Segmente des Keimstreifens;
sks, Schlundcommissur;
so, Somiten;
so.ics, Somiten des Intercalarsegments;
std, Stomodäum;

tdr, Anlage der tubulösen Kopfdrüse;
tf, Teilungsfigur;
$Th_{1, 2, 3}$, thoracale Segmente (erstes, zweites, drittes);
th, Füße;
$th_{1, 2, 3}$, Füße des ersten, zweiten, dritten Thoracalsegmentes;
Trc, tritocerebrum;
tv, tubus ventralis;
ub, unteres Keimblatt;
usg, unteres Schlundganglion;
vDa, vordere Mitteldarmanlage;
vgl, vordere Grenzlamelle;
vmp, ventrale Muskelplatte.

Tafel X.

Erste Entwicklungsperiode:

Fig. 1. Ei vor der Furchung. 300/1.

Fig. 2. Vierzelliges Stadium. 300/1.

Fig. 3. Achtzelliges Stadium. 300/1.

Fig. 4. 16zelliges Stadium. 300/1.

Fig. 5. Späteres Furchungsstadium (etwa 64 Zellen). 300/1.

Fig. 6. Schnitt durch ein Ei vor der Furchung. Färbung nach Heidenhain. 350/1.

Fig. 7. Teil des Schnittes durch ein Ei im Stadium der ersten Teilung. 500/1.

Fig. 8. Schnitt durch das Stadium von zwei Zellen. Färbung nach Heidenhain. 350/1.

Fig. 9. Schnitt durch das achtzellige Stadium. 350/1.

Fig. 10. Schnitt durch das 16zellige Stadium. 350/1.

Fig. 11. Schnitt durch das 32zellige Stadium. 400/1.

Fig. 12. Schnitt durch das auf Fig. 5 dargestellte Stadium (etwa 64 Zellen). 400/1.

Fig. 13. Schnitt durch das darauffolgende Stadium: Wanderung der Furchungszellen nach der Oberfläche des Eies. 400/1.

Fig. 14. Schnitt durch ein Ei nach beendigter Furchung mit dem Blastoderm, den Dotterzellen und der Genitalanlage. 400/1.

Tafel XI.

Zweite Entwicklungsperiode.

Fig. 15. Teil des Schnittes durch ein Ei während der Bildung des unteren Blattes. 500/1.

Fig. 16. Schnitt durch das zweischichtige Stadium (eines »birnförmigen« Embryos). 500/1.

Fig. 17. Oberer Teil des Schnittes durch einen Embryo mit Anlage des Dorsalorganes. 500/1.

Fig. 18. Schnitt durch einen Embryo mit Dorsalorgan. 500/1.

Fig. 19. Schnitt durch einen Embryo mit meridionaler Furche. 400/1.

Fig. 20—21. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch einen Embryo, welcher mit zahlreichen Falten versehen ist und mit verlagertem Dorsalorgan (beide aus einer Serie). 400/1.

Fig. 22. Schnitt durch den oberen Teil eines Embryos unmittelbar vor dem Zerreißen des Chorions. 500/1.

Dritte Entwicklungsperiode.

Fig. 23. Äußere Gestalt eines Embryos auf dem Stadium A, von der Seite gesehen. 300/1.

Fig. 24. Querschnitt durch den vorderen Teil dieses Embryos (Kopflappen und eines der Segmente). 350/1.

Fig. 25.. Querschnitt durch den hinteren Teil eines ebensolchen Embryos. 350/1.

Fig. 26. Dorsalorgan auf dem Stadium B im Querschnitt. 800/1.

Tafel XII.

Äußere Gestalt der Embryonen während der dritten und vierten Periode der Entwicklung.

Fig. 27. Stadium B — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 28. Stadium C — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 29. Stadium C — Keimstreifen von der Ventralseite gesehen. 300/1.
Fig. 30. Stadium D — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 31. Stadium D — von der Ventralseite gesehen (en face). 300/1.
Fig. 32. Stadium E — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 33. Stadium E — hinteres Ende des Embryos von der Ventralseite gesehen. 300/1.
Fig. 34. Stadium G — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 35. Stadium H — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 36. Stadium J — von der Seite gesehen. 300/1.
Fig. 37. Junge *Isotoma cinerea*, eben aus dem Ei geschlüpft. 140/1.

Tafel XIII.

Dritte Entwicklungsperiode.

Fig. 38. Sagittalschnitt durch einen Embryo auf dem Stadium B. 350/1.

Fig. 39. Unterer Teil eines Querschnittes durch einen ebensolchen Embryo im Bereiche eines der Segmente. 500/1.

Fig. 40. Sagittalschnitt durch einen Embryo auf dem Stadium C. 350/1.

Fig. 41. Unterer Teil eines Querschnittes durch einen ebensolchen Embryo im Bereiche eines der Segmente. 500/1.

Fig. 42. Sagittalschnitt durch einen Embryo auf dem Stadium D, wobei die Extremitäten und die Somiten getroffen sind. 300/1.

Fig. 43. Sagittalschnitt durch den hinteren Teil eines solchen Embryos im Bereiche des Proctodäum. 400/1.

Fig. 44. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil eines Embryos auf dem Stadium D, wobei das Stomodäum getroffen ist. 400/1.

Fig. 45. Teil eines Querschnittes durch einen Embryo auf dem Stadium D im Bereiche des Mandibularsegmentes. 500/1.

Fig. 46. Teil eines ebensolchen Schnittes aus der gleichen Serie durch eines der Thoracalsegmente. 500/1.

Fig. 47. Sagittalschnitt durch den hinteren Teil eines Embryos auf dem Stadium E, wobei die Abdominalextremitäten, die Somiten und das Proctodäum getroffen sind. 400/1.

Fig. 48—50. Drei aufeinanderfolgende Frontalschnitte (einer Serie) durch

den vorderen Teil eines Embryos auf dem Stadium E, wobei das Gehirn, das Antennen- und das Intercalarsegment getroffen sind. 400/1.

Fig. 51. Querschnitt durch einen Embryo des gleichen Stadiums durch das Segment der ersten Maxillen. 400/1.

Fig. 52. Teil eines Querschnittes aus der gleichen Serie im Bereiche des zweiten Maxillenpaares. 800/1.

Tafel XIV.

Vierte Entwicklungsperiode.

Fig. 53—55. Teile dreier aufeinanderfolgender Sagittalschnitte durch einen Embryo auf dem Stadium F, welche die Anlagen des Mitteldarmes getroffen haben. 500/1.

Fig. 56. Frontalschnitt durch die hintere Hälfte eines ebensolchen Embryos, welcher die Abdominalextremitäten und die Genitalanlage getroffen hat. 500/1.

Fig. 57. Schräger Schnitt durch den vorderen Teil des Kopfes eines Embryos auf dem Stadium G, im Bereiche der Mandibeln. 500/1.

Fig. 58—60. Querschnitte durch einen ebensolchen Embryo, durch den Kopf, das erste und das dritte Abdominalsegment. 500/1.

Fig. 61. Genitalzellen auf dem Stadium G. 1100/1.

Fig. 62. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil eines Embryos auf dem Stadium G. 400/1.

Fig. 63. Ebensolcher Schnitt durch dessen hinteren Teil. 500/1.

Fig. 64. Schräger Schnitt durch den hinteren Teil des Kopfes eines Embryos auf dem Stadium G, welcher die Anlage der tubulösen Drüse getroffen hat. 500/1.

Fig. 65. Teil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo auf dem Stadium H (Dorsalorgan und Thoracalganglien). 500/1.

Fig. 66—67. Frontalschnitte durch den vorderen und hinteren Teil eines ebensolchen Embryos, wobei die Mitteldarmanlagen getroffen wurden. 500/1.

Fig. 68. Querschnitt durch den vorderen Teil des Thorax aus der gleichen Serie. 500/1.

Fig. 69. Querschnitt durch das erste Abdominalsegment eines Embryos auf dem Stadium H. 500/1.

Fig. 70. Sagittalschnitt durch den lateralen Teil des Kopfes eines ebensolchen Embryos (Anlage der tubulösen Drüse). 500/1.

Fig. 71. Schräger (fast frontaler) Schnitt durch den vorderen Teil des Thorax eines aus dem Stadium H in das Stadium J übergehenden Embryos. 500/1.

Fig. 72. Sagittalschnitt durch das Stomodäum eines ebensolchen Embryos. 800/1.

Fig. 73. Sagittalschnitt (die vordere und hintere Hälfte nach zwei Schnitten einer Serie gezeichnet) durch einen Embryo auf dem Stadium J. 400/1.

Studien über das Knorpelgewebe von Wirbellosen.

Von

Dr. M. Nowikoff.

Mit 13 Figuren im Text und Tafel XV—XVII.

Inhalt.

Seite
I. Einleitung 661
II. Material und Methode 664
III. Das Knorpelgewebe der Mollusken 665
  1. Der Kopfknorpel der Cephalopoden 666
    Literaturübersicht 666
    Eigne Untersuchungen 668
  2. Der Subradularknorpel der Gastropoden 673
    Literaturübersicht 673
    Eigne Untersuchungen 675
      Patella coerulea 675
      Fissurella graeca 680
      Haliotis tuberculata 683
IV. Das Knorpelgewebe der Würmer 686
    Literaturübersicht 686
    Eigne Untersuchungen 687
V. Der Knorpel und das knorpelähnliche Gewebe bei Arthropoden . . . 696
    Literaturübersicht 696
    Eigne Untersuchungen 698
VI. Das knorpelähnliche Gewebe der Coelenteraten 704
VII. Vergleichende Bemerkungen 706
  1. Über die Klassifikation des Knorpelgewebes der Wirbellosen . . 706
  2. Über den Bau der Knorpelgrundsubstanz 708
Verzeichnis der zitierten Literatur 714
Erklärung der Abbildungen 716

I. Einleitung.

Die umfangreiche Literatur über den Korpel ist in neuerer Zeit durch eine Reihe eingehender Arbeiten (von Hansen, Schaffer, Studnicka) bereichert worden. Diese Arbeiten, welche ein reiches und neues Tatsachenmaterial nebst mehreren interessanten vergleichenden Bemerkungen liefern, lassen jedoch manche Fragen in bezug auf die Histologie des Knorpels ungelöst; so z. B. die Fragen über die sogenannten Zellenterritorien, über die Herkunft, die morphologische Bedeutung und die feinere Struktur der Grundsubstanz usw. Alle diese morphologischen Fragen haben jedoch an Interesse noch mehr gewonnen, seitdem durch die Untersuchungen von Mörner (1888), Schmiedeberg (1891) und Hansen (1905) die chemische Natur der Knorpelgrundsubstanz aufgeklärt wurde. Wir wissen jetzt nämlich, daß diese Substanz aus Chondromukoiden (d. h. verschiedenen Verbindungen der Chondroitinschwefelsäure mit eiweißartigen Körpern) und aus Kollagen besteht. Die weichere oder härtere Beschaffenheit der Grundsubstanz, ebenso wie ihre verschiedene Tinktionsfähigkeit hängt von der Menge dieser oder jener der genannten Hauptbestandteile ab.

In einer Anzahl von Arbeiten waren Studnicka (1897, 98, 1903) und Schaffer (1901, 06, 11) bemüht einige der oben erwähnten Fragen auf Grund des Studiums des einfacheren Knorpels der Cyclostomen zu beantworten. So behauptet Schaffer (1901, S. 115), »daß die verwickelten Formen des Knorpelgewebes der höheren Tiere auf das einfache Schema des Cyclostomenknorpels zurückgeführt werden können«, und daß »durch diese Betrachtungsweise auch manche bis heute noch unentschiedene Frage in der Histologie und Histogenese des Knorpelgewebes ihre Lösung finden« würden.

Einem ähnlichen Gedanken folgend, habe ich im Jahre 1908, nachdem meine Arbeit über die Zellen und die Grundsubstanz des Wirbeltierknorpels abgeschlossen war, eine Untersuchung über den Knorpel von wirbellosen Tieren unternommen. Das von mir gewählte Thema verdient auch dadurch einiges Interesse, als über den Bau des Knorpels von Wirbellosen nur ältere Literaturangaben existieren. Die modernen technischen Mittel wurden für die Untersuchung dieses Gewebes noch gar nicht angewendet.

Meine Hoffnung jedoch, im Knorpel der verhältnismäßig einfach organisierten Tierformen auch einen einfacheren histologischen Bau zu treffen, ist nur teilweise erfüllt worden. Beim Studium der verschiedenen Vertreter von Mollusken, Arthropoden, Würmern und Coelenteraten ergab sich zunächst, daß nur die drei erstgenannten Abteilungen echtes Knorpelgewebe besitzen, daß bei den Coelenteraten dagegen nur ein knorpelähnliches Bindegewebe vorkommt. Zweitens konnte ich feststellen, daß der Knorpel von Wirbellosen ziemlich mannigfaltig und zum Teil ebenso kompliziert wie der von höheren

Vertebraten gebaut ist. Dennoch hoffe ich, daß einige der oben gestellten Fragen in den nachfolgenden Zeilen eine Entscheidung finden und die andern mehr oder weniger aufgeklärt werden.

Die zweite Hauptaufgabe meiner Arbeit besteht darin, eine kritische Zusammenstellung der bis jetzt publizierten Angaben über das Knorpelgewebe von Wirbellosen zu geben, nebst einigen eignen Beobachtungen, welche eine natürliche Klassifikation der genannten Gewebe durchzuführen ermöglichen.

Das von mir gewonnene Tatsachenmaterial will ich in vier Kapiteln, entsprechend den vier oben erwähnten Tierstämmen betrachten. Jedem Kapitel werde ich eine kurze Literaturübersicht vorausschicken. An dieser Stelle möchte ich nur an einigen aus der Literatur entnommenen Beispielen zeigen, wie wenig Aufmerksamkeit dem Knorpel der Wirbellosen von den bisherigen Forschern gewidmet wurde. Man findet nämlich in den Lehr- und Handbüchern entweder keine oder mangelhafte Angaben über dies Gewebe.

Das ältere »Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere« von LEYDIG (1857, S. 164) enthält eine sehr kurze Beschreibung des Knorpelgewebes der Cephalopoden und Kiemenwürmer.

Im großen Handbuch der Gewebelehre von KÖLLIKER (1889, Bd. I S. 114) findet man nur die folgende Bemerkung: »Bei Wirbellosen kommen viele in der Festigkeit dem Knorpel ähnliche Gewebe vor, doch ist hyaliner Knorpel, zum Teil in ausgezeichnet schönen Formen, bisher nur gefunden bei Tintenfischen und Knorpel ohne Grundsubstanz in den Branchien mehrerer Annelida capitibranchiata (QUATREFAGES, LEYDIG, ich), in dem Zungengestell von Mollusken (LEBERT, CLAPARÈDE), nach dem bedeutungsvollen Funde von GEGENBAUR beim Mollukkenkrebse in der Nähe des Hauptnervenstranges und am Scheibenrande der Geryoniden (E. HAECKEL).«

In seinen vor kurzem veröffentlichten Vorlesungen über vergleichende Anatomie, in welchen neben den Wirbeltieren auch die Wirbellosen in einer eingehenden Weise besprochen werden, äußert sich BÜTSCHLI (1910, S. 163) in bezug auf das uns interessierende Gewebe folgendermaßen: »Schon bei manchen Wirbellosen tritt in gewissen Körperteilen knorpelartiges Mesodermgewebe auf. So wird der Zellgewebsstrang, der die Kiemenfäden mancher Kopfkiemer unter den Polychaeten durchzieht, meist als Knorpelgewebe gedeutet, obgleich seine Intercellularsubstanz nur wenig entwickelt ist; selbst das entodermale Stützgewebe der Cölenteratententakel ist schon ähnlich aufgefaßt worden. — Typischem Knorpel begegnen wir bei den gastropoden und vor allem den cephalopoden Mollusken.«

Schließlich möchte ich auch eine vollständig unbegründete Angabe von K. Camillo Schneider nicht unerwähnt lassen. Dieser Autor behauptet nämlich in seinem Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere (1902, S. 83), daß das Knorpelgewebe »in typischer Ausbildung nur den Vertebraten zukommt.«

II. Material und Methode.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir folgende Tierformen:

I. Mollusca:
  1) Cephalopoda:
    Sepia officinalis,
    Eledone moschata;
  2) Gastropoda:
    Patella coerulea,
    Fissurella graeca,
    Haliotis tuberculata;
II. Arthropoda:
  1) Crustacea:
    Cypris pubera,
    Nebalia Geoffroyi;
  2) Arachnoidea:
    Euscorpius europaeus;
  3) Xiphosura:
    Limulus polyphemus;
III. Vermes:
    Spirographis Spallanzani (*Sabella unispira*),
    Sabella reniformis,
    Myxicola (*Sabella*) *infundibulum*,
    Branchiomma Köllikeri;
IV. Coelenterata:
    Carmarina hastata,
    Periphylla sp.

Die meisten der oben genannten Seetiere, ebenso wie die Skorpione wurden von mir auf den zoologischen Stationen in Triest und Rovigno gesammelt; die Kiemenwürmer habe ich von der zoologischen Station in Neapel bezogen; *Limulus polyphemus* erhielt ich aus der Sammlung des vergleichend-anatomischen Instituts zu Moskau; *Periphylla* sp. verdanke ich Herrn Dr. N. Kassianow.

Das Material wurde in konzentrierter Sublimatlösung, in Pikrinessigsäure oder in 70° Alkohol konserviert.

Von einer großen Anzahl der von mir ausprobierten Färbungsmethoden möchte ich hier nur die folgenden, welche sich für meine Zwecke als die geeignetsten erwiesen, hervorheben. Eine intensive Tinktion der Knorpelgrundsubstanz erzielt man nach den Methoden von Blochmann (triphenylrosanilintrisulfosaures Natrium + Pikrinessigsäure) und von Mallory. Diese Färbungen geben jedoch keine deutliche Differenzierung der beiden Hauptbestandteile der Grundsubstanz, namentlich der Chondromucoide und des Collagens. Eine solche Differenzierung wird dagegen bei der Anwendung der von Hansen (1905) beschriebenen Dreifachfärbung (Methylenblau, Pikrinsäurefuchsin, Essigsäure) erreicht. Die besten Resultate erzielte ich durch folgende Modifikation der Methode Hansens. Ich färbte meine Schnitte in einer 1%igen wässerigen Lösung von Methylenblau etwa 3—5 Minuten lang. Nach kurzem Auswaschen in destilliertem Wasser werden die Schnitte in ein frisch zubereitetes Gemisch von 5 ccm einer 0,1%igen wässerigen Lösung von Fuchsin S., 5 ccm konzentrierter wässeriger Pikrinsäurelösung und 1—2 Tropfen Eisessig übertragen. Nach 2—3 Minuten langem Verbleiben in diesem Gemisch werden sie in Wasser abgespült und nachher möglichst rasch durch Alkohol steigender Konzentration und Xylol in Kanadabalsam übergeführt. Die chondromucoidhaltigen Elemente werden dabei dunkelblau bzw. grünlichblau, das Collagen gewöhnlich intensiv rot gefärbt. Die genannte Methode, welche von Hansen (1905, S. 620) als eine zuverlässige Bindegewebsreaktion betrachtet wird, habe auch ich mit gutem Erfolg bei der Untersuchung der sämtlichen obenangeführten Tiere, mit Ausnahme der Mollusken, angewendet. Bei letzteren bekommt man bei Anwendung der Hansenschen Methode nur undeutliche Differenzierungen. Zur Färbung ihrer Knorpelgrundsubstanz ist die von mir auch für den Vertebratenknorpel gebrauchte Methode — Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Bismarckbraun — viel geeigneter. Ich will hier auf diese Methode nicht näher eingehen, da ich sie schon früher (1908, S. 213) ausführlich besprochen habe. Hier bemerke ich nur, daß nach ihrer Anwendung die Chondromucoide des Knorpels braun, das Collagen dagegen blau erscheint.

Zur Färbung der Zellkerne habe ich, abgesehen von Boraxcarmin und Hämatoxylin, auch Jodgrün-Säurefuchsin (zur Differenzierung der Nucleolen) gebraucht.

Der chemische Charakter der verschiedenen Bestandteile des Knorpelgewebes kann heutzutage sehr leicht und ziemlich sicher mit Hilfe der Färbungsreaktionen ermittelt werden. Natürlich muß man dabei äußerst vorsichtig verfahren. Man darf eine Reaktion nur in dem Falle als sicher betrachten, wenn sie auf vielen Schnitten mit gleichem Erfolg gelingt, und wenn sie außerdem auch durch die andern Färbungsreaktionen bestätigt wird. Ich hoffe, daß meine Präparate in dieser Hinsicht ganz instruktive Bilder zeigen, weshalb ich in meinen Abbildungen die Farben naturgetreu wiedergab.

III. Das Knorpelgewebe der Mollusken.

Ein typisch ausgebildetes Knorpelgewebe trifft man, wie bekannt, unter den Mollusken in der Subradularmasse der Gastropoden und in manchen Körperteilen der Cephalopoden (Kopf-, Arm-, Nacken-, Rücken-, Flossenknorpel). Der Knorpel der Gastropoden gehört zu demjenigen Typus, welcher für die jüngeren Cyclostomen besonders charakteristisch ist und von KÖLLIKER als »Knorpel ohne Grundsubstanz«, von späteren Autoren als »Parenchymknorpel« (STUDNICKA) oder »Zellenknorpel« (SCHAFFER) bezeichnet wurde. Die Cephalopoden besitzen dagegen ein Knorpelgewebe, welches ebenso reich an Grundsubstanz ist wie dasjenige der höheren Wirbeltiere. Die Knorpelzellen der Gastropoden sind meist unverzweigt, die der Cephalopoden dagegen stets mit reich verästelten Ausläufern versehen. Alle diese Umstände, nebst einer gewissen Verschiedenheit der Färbungsreaktionen veranlassen mich die beiden Knorpelarten getrennt zu besprechen.

1. Der Kopfknorpel der Cephalopoden.

Literaturübersicht.

Das Knorpelgewebe der Cephalopoden kann makroskopisch leicht nachgewiesen werden, und war daher schon den älteren Forschern bekannt. Schon 1789 hebt SCARPA[1] bei seiner Beschreibung der Augenkapsel der Cephalopoden deren knorpelige Beschaffenheit hervor.

1844 bemerkt KÖLLIKER (S. 76), daß der Knorpel von *Sepia* und *Loligo* membranlose Knorpelhöhlen und eine verschiedenartige Grundsubstanz enthält. Diese letztere »ist entweder feinkörnig, fast homogen, blaß und ins gelbliche spielend, oder faserig, mit Fasern, die ähnlich denen der Muskeln, nur leicht geschlängelt verlaufen, jedoch weniger regelmäßig zu größeren oder kleineren Bündeln vereinigt und von blasser Färbung sind.«

VALENCIENNES (1851, S. 521) vergleicht den Cephalopodenknorpel mit dem der Knorpelfische.

In der ersten Auflage von BRONNS Klassen und Ordnungen der Weichtiere (1862, S, 1329) treffen wir eine ziemlich genaue Beschreibung des mikroskopischen Baues des Cephalopodenknorpels. Diese Knorpel, lesen wir dort, bestehen »aus einer hyalinen, nach der Oberfläche zu mehr oder weniger faserigen Grundsubstanz, in der zahlreiche sternförmige, kernhaltige Zellen mit langen, meistens verzweigten Ausläufern eingelagert sind. Bei *Nautilus* haben die Zellen noch keine Kapseln gebildet und stellen gleichsam einen embryonalen Zustand dar, bei *Sepia* dagegen unterscheidet man gewöhnlich leicht die Knorpelkapsel und bemerkt auch sofort die verschiedensten Stadien der Teilung der Knorpelzellen«. Der angeführten Beschreibung sind auch zwei Originalzeichnungen beigegeben, welche den Charakter der Knorpelzellen im allgemeinen ganz richtig wiedergeben.

Einige neue und wichtige Angaben enthält HENSENS Arbeit (1865, S. 159). Er beschreibt den Cephalopodenknorpel als eine »hyaline Grundsubstanz mit eingestreuten sternförmigen Zellen«, welche, ebenso wie bei Wirbeltieren, eine Neigung haben sich zu Haufen zu aggregieren. In der Augenkapsel unterscheidet HENSEN zwei Knorpellagen: eine äußere, gefäßfreie und eine innere, gefäßhaltige. In der Gefäßzone liegen die Zellen »ungleich dichter, sind kleiner und mit weniger Ausläufern versehen.« Die Grundsubstanz dieser Zone besitzt die Fähigkeit sich mit Carmin stärker als die der äußeren Zone zu imbibieren, woraus Hensen schließt, daß sie saftreicher sein soll. Die Unrichtigkeit eines solchen Schlusses wurde erst in der neuesten Zeit nachgewiesen, nachdem man festgestellt hat, daß die verschiedene Färbbarkeit der Grundsubstanz hauptsächlich darauf zurückzuführen ist, ob im Aufbau derselben collagen- oder chondromucoidhaltige Stoffe dominieren.

---

[1] Anatomicae Disquisitiones de auditu. Ticini. 1789. Zitiert nach HENSEN (1865).

In seinen Beiträgen zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus macht Boll (1869, S. 14) auf den längsgestreiften Charakter der Grundsubstanz des Kopfknorpels aufmerksam. Diese feine Längsstreifung soll nach ihm »durch die letzte und feinste Verästelung der von den Knorpelzellen ausgehenden Fortsätze bedingt« werden.

Die zahlreichen, die Grundsubstanz durchsetzenden Verästelungen der Knorpelzellen werden auch von M. Fürbringer (1877) eingehend besprochen. Eine oberflächliche Orientierung auf Querschnitten durch den ganzen Kopfknorpel zeigt diesem Autor, daß der Knorpel »keineswegs in allen seinen Teilen gleichmäßig gebaut ist, sondern daß, wie dies bereits Bergmann (1850) andeutet, an ihm periphere und centrale Schichten, welche beide allerdings allmählich ineinander übergehen, unterschieden werden müssen. Die peripheren Schichten setzen sich zusammen aus spindelförmigen, linsenförmigen oder ovalen Zellen, welche bei der Untersuchung ohne Reagentien in der Regel isoliert, ohne Ausläufer oder mit nur kurzen Fortsätzen versehen, in der Grundsubstanz liegen, wobei sie mannigfache Teilungszustände darbieten können und nur selten zu kleineren Haufen von zwei bis vier Zellen vereinigt sind; die centralen Schichten bestehen aus meist ansehnlicheren rundlichen Zellen, welche in größerer Anzahl zu inselförmigen Gruppen gehäuft sind und von hier aus nach allen Richtungen radial abgehende, lange und sich verästelnde Fortsätze abschicken, welche untereinander, sowohl mit denen derselben Zellengruppe als auch mit denen der benachbarten anastomosieren.« Die Untersuchung der mit Hämatoxylin, Eosin und Methylgrün gefärbten Schnitte durch ganz junge Exemplare von *Loligo*, »an denen noch Reste des Dottersackes persistieren«, führte jedoch Fürbringer zur Überzeugung, daß der Kopfknorpel durchweg aus Zellen zusammengesetzt war, die denen der peripheren Schicht glichen. Waren die ursprünglichen einfachen Beziehungen dieser letzteren erkannt, so konnte es keine Schwierigkeit bereiten, die höheren Differenzierungszustände der centralen zu verstehen«. Die periphere Knorpelschicht sieht nämlich bei stärkeren Vergrößerungen folgendermaßen aus: »Von den spindelförmigen oder ovalen Zellen, die bald einfach sind, bald mannigfache Teilungszustände darbieten, geht ein reiches System regelmäßiger Ausläufer aus, die entweder ohne weiteres mit denen der benachbarten Zellen anastomosieren, oder erst einfache Verästelungen eingehen, worauf dann die sekundären Äste sich mit denen der Nachbarzellen verbinden.« (1877, S. 454 bis 457).

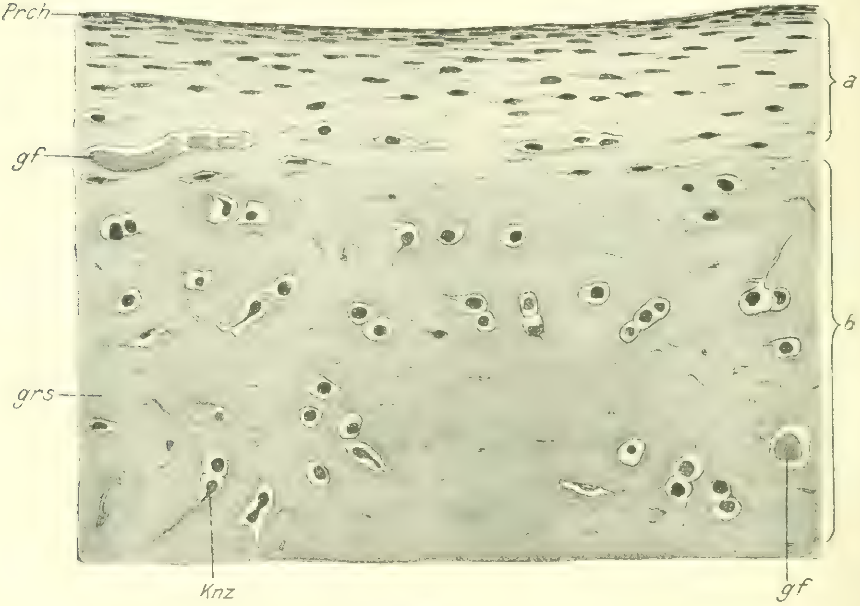
Von den späteren Literaturangaben über den Cephalopodenknorpel möchte ich hier nur derjenigen von Bütschli und von Hansen erwähnen, da sie uns bei unseren weiteren Besprechungen interessieren werden. Im Gegensatz zu der früheren Auffassung der Grundsubstanz als einer homogenen bzw. faserigen Masse schreibt ihr Bütschli (1898), auf Grund seiner Untersuchungen der ausgetrockneten Schnitte durch den Kopfknorpel von *Sepia officinalis*, eine wabige Struktur zu. Hansen dagegen (1905), indem er die Angaben Bütschlis einer scharfen Kritik unterwirft, kehrt zur älteren Auffassung zurück und behauptet, daß die

Knorpelgrundsubstanz der Cephalopoden, ebenso wie die der Vertebraten, entweder strukturlos oder fibrillär ist, je nachdem sie mehr Chondromucoide oder mehr Collagen enthält.

Eigne Untersuchungen.

Meine eignen Untersuchungen behandeln sowohl den Charakter der Knorpelzellen als auch die Struktur der Grundsubstanz.

Auf einem Querschnitt durch den Kopfknorpel einer jungen *Sepia officinalis* kann man ohne Schwierigkeit die zwei, von Bergmann angedeuteten und von Fürbringer näher untersuchten Schichten bemerken (Textfig. 1). Die innere Schicht (*b*) ist sehr reich an Grundsubstanz (*grs*) und enthält rundliche Zellen (*Knz*), welche durch Ausläufer untereinander verbunden sind. Die letzteren treten so deutlich hervor, daß sie sogar bei schwächeren Vergrößerungen leicht festgestellt werden können. Die Zellen der inneren Schicht liegen entweder vereinzelt oder in den für das Knorpelgewebe charakteristischen Gruppen. An der Oberfläche der Zelle sieht man zuweilen eine feine Lage einer sich dunkler färbenden Grundsubstanz. Diese Lage kann



Textfig. 1.

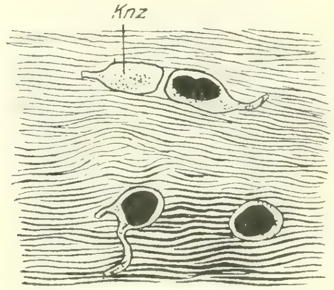
Querschnitt durch den Kopfknorpel einer jungen *Sepia officinalis*. Färbung nach Mallory. Vergr. 175. *a*, äußere Knorpellage; *b*, innere Knorpellage; *gf*, Blutgefäß; *grs*, Grundsubstanz; *Knz*, Knorpelzelle; *Prch*, Perichondrium.

eventuell als Knorpelkapsel aufgefaßt werden, sie ist jedoch bei weitem nicht so scharf von der übrigen Grundsubstanz gesondert, wie die Knorpelkapseln der Gastropoden und Würmer. Jede Knorpelzelle enthält gewöhnlich einen, seltener zwei Kerne. Manchmal zeigen die letzteren verschiedenartige Zerschnürungsfiguren, sie vermehren sich also auf amitotischem Wege. Die Zellen sind reich an Protoplasma, welches auch in die Zellenverästelungen eindringt, wodurch die letzteren auf elektiv gefärbten Schnitten scharf hervortreten. Die Grundsubstanz (*grs*) dieser Schicht enthält eine bedeutende Menge Chondromucoide und nimmt daher nach der Behandlung mit Bleu de Lyon, Bismarckbraun eine braune, nach der HANSENschen Dreifachfärbung eine blaue Farbe ein. Die Chondromucoide scheinen jedoch in der Grundsubstanz nicht gleichmäßig verteilt zu sein. Sie sammeln sich hauptsächlich in der Nähe der Knorpelzellen, weshalb diese Partien der Grundsubstanz mit den genannten Farben am intensivsten tingiert werden (Textfig. 1). Die zwischen diesen dunkleren Flecken gelegenen, chondromucoidärmeren Räume entsprechen ihrem Tinktionsvermögen nach ungefähr der Grundsubstanz der äußeren Knorpelschicht.

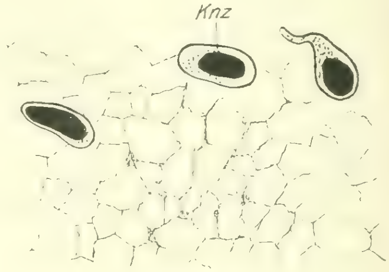
Die äußere Schicht (Textfig. 1 *a*), welche einerseits in die innere, anderseits in das faserige Perichondrium (*Prch*) unmerklich übergeht, ist viel ärmer an Grundsubstanz und enthält abgeplattete Zellen, an deren Oberfläche kaum bemerkbare Knorpelkapseln existieren und deren Ausläufer bei schwächeren Vergrößerungen sehr schwer zu beobachten sind. Die Grundsubstanz erscheint hier nach Behandlung mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun bläulich, nach Anwendung der HANSENschen Methode rötlich, woraus zu schließen ist, daß sie mehr Kollagen bzw. weniger Chondromucoide als die der inneren Knorpelschicht enthält. Eine ganz typische Kollagenfärbung konnte ich allerdings bei den Cephalopoden weder im Knorpel noch im Bindegewebe beobachten. Ich möchte daher annehmen, daß das Kollagen hier stets in Verbindung mit andern Stoffen, hauptsächlich wohl mit Mucoiden, vorkommt.

In beiden oben beschriebenen Knorpelschichten trifft man in verschiedenen Richtungen verlaufende Blutgefäße (Textfig. 1 *gf*).

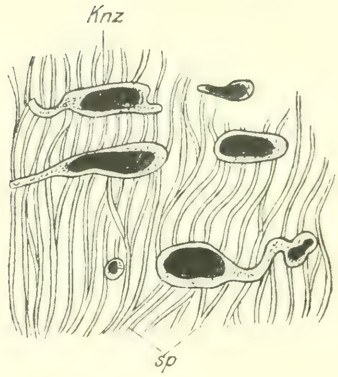
Was die Zellverästelungen angeht, so bin ich mit FÜRBRINGER einverstanden, daß sie in beiden Knorpelschichten existieren. Ich möchte jedoch hervorheben, daß die vom genannten Autor abgebildeten regelmäßig angeordneten Verästelungen der äußeren Schicht in Wirklichkeit Kunstprodukte darstellen, welche in der Grundsubstanz des Cephalopodenknorpels, ebenso wie in derselben des Vertebratenknorpels, wo sie von Studnička (1905) eingehend untersucht wurden, sehr häufig vorkommen.



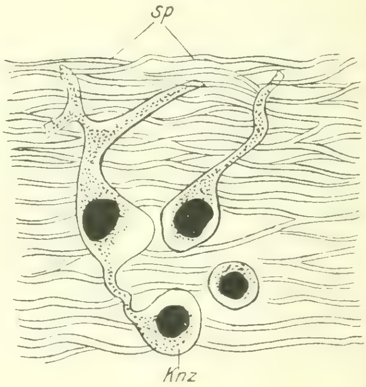
Textfig. 2.



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Pseudostrukturen in der Grundsubstanz des Kopfknorpels von *Sepia officinalis*. Vergr. 500. Textfig. 2, 3, 5 — innere Knorpellage. Textfig. 4 — äußere Knorpellage. *Knz*, Knorpelzelle; *sp*, Spalten in der Grundsubstanz.

Die Grundsubstanz des Cephalopodenknorpels ist nämlich sogar bei den jüngeren Tieren ziemlich hart, so daß sie beim Schneiden gewöhnlich mehr oder weniger deformiert wird. Die nebenstehenden Textfiguren 2 und 3 zeigen verschiedene Arten einer solchen Deformation. An einigen Schnittstellen bemerkt man in der Grundsubstanz eine faserige Struktur, wobei die verschieden dicken Fasern (Textfig. 2) äußerst regelmäßig und meistens in der Richtung der Bewegung des Mikrotommessers angeordnet sind. Dieselbe Struktur hat wahrscheinlich Boll (1869, S. 14) als »die letzte und feinste Verästelung der von den Knorpelzellen ausgehenden Fortsätze« aufgefaßt. Die Fasern sind jedoch meist nur an der Oberfläche des Schnittes zu sehen, die innere Lage desselben erscheint gewöhnlich vollständig homogen. An andern

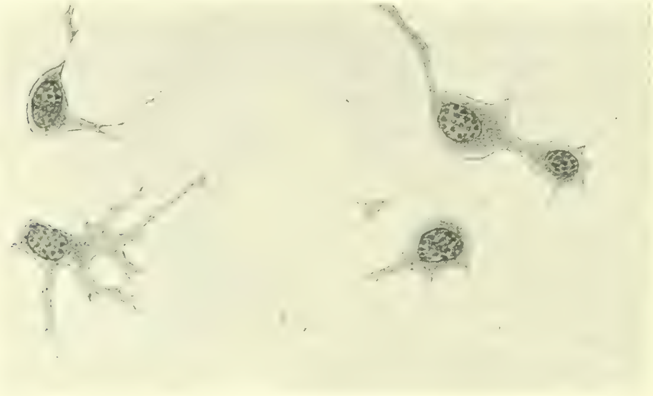
Stellen, ebenfalls an der Oberfläche des Schnittes, findet man das auf Textfig. 3 abgebildete Netz mit unregelmäßigen Maschen. Es kommt auch vor, daß die beiden beschriebenen Strukturen an einer und derselben Stelle des Schnittes, namentlich an dessen entgegengesetzten Flächen, zu beobachten sind. Alle diese Bilder stellen ohne Zweifel Pseudostrukturen dar, welche hauptsächlich infolge der Reibung des Mikrotommessers an die Oberfläche der Grundsubstanz, zum Teil vielleicht auch infolge der Schrumpfung der Grundsubstanz während der Fixation entstehen.

In der Grundsubstanz entwickeln sich außerdem auch stärkere Deformationen, welche bis in die inneren Schnittregionen reichen. Sowohl durch die Wirkung der Fixierungsmittel, als auch des Mikrotommesserdrucks werden in der Grundsubstanz Spalten gebildet, welche den von mir früher (1908, Fig. 72) im Hyalinknorpel des Froschs beschriebenen vollkommen entsprechen. Sie verlaufen meist einander parallel (Textfig. 4 *sp*), seltener verzweigen sie sich und bilden Anastomosen. Von den Zellfortsätzen, welche stets mehr oder weniger Protoplasma enthalten, sind die stets leeren Spalten auf gut gefärbten Präparaten leicht zu unterscheiden. Auf weniger gelungenen Schnitten können sie jedoch den Eindruck von Zellverbindungen hervorrufen, da sie oft zwischen zwei benachbarten Knorpelhöhlen verlaufen. Ein Vergleich der von mir beobachteten Bilder (Textfig. 4) mit FÜRBRINGERS Abbildung (1877) beweist ganz klar, daß der genannte Autor mit typischen Pseudostrukturen zu tun gehabt hat.

Genau ebensolche Spalten finde ich stellenweise auch in der inneren Knorpelschicht (Textfig. 5 *sp*), wo sie gleichfalls keine Zellausläufer, sondern Kunstprodukte darstellen.

Zum Studium der Zellverbindungen sind diejenigen Schnitte am geeignetsten, deren Grundsubstanz farblos ist, deren plasmatische Teile dagegen intensiv gefärbt werden. Ein solcher Schnitt durch die innere Schicht des Kopfknorpels einer jungen *Sepia* ist auf meiner Textfig. 6 abgebildet. Die in der Grundsubstanz eventuell vorhandenen Pseudostrukturen stören hier beim Studium der Zellverbindungen gar nicht. Die letzteren entspringen von sternförmigen, oft sehr kompliziert gelappten Zellen, verlaufen in allen möglichen Richtungen, verzweigen sich und bilden zahlreiche Anastomosen. Nur stellenweise liegen einige solcher Zellausläufer einander parallel, meist ist ihre Anordnung ganz unregelmäßig.

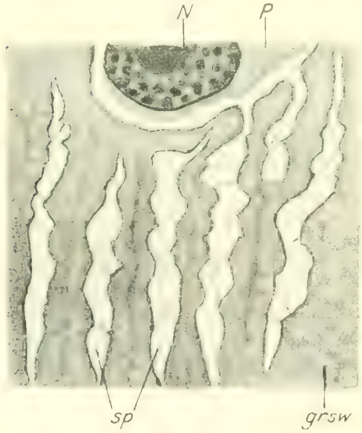
Ein ähnliches Aussehen bieten auch die Zellverbindungen der äußeren Knorpelschicht dar. Die Zellen sind hier allerdings abgeplattet (Fig. 1 *Knz*), sehen also auf Querschnitten spindelförmig aus. Die von ihnen entspringenden Fortsätze (*Knza*) sind oft reichlich verzweigt, verlaufen jedoch vorwiegend in einer Richtung, parallel der Knorpeloberfläche. Der Übergang zwischen diesen Zellen und den sternförmigen Zellen der inneren Knorpelschicht ist ganz allmählich.



Textfig. 6.

Verzweigte Zellen in der inneren Lage des Kopfknorpels von *Sepia officinalis*. Vergr. 500.

In bezug auf die feinere Struktur der Grundsubstanz bemerke ich zuerst, daß letztere auf den in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitten von *Sepia* und *Eledone* in beiden Knorpelschichten vollständig homogen aussieht. Ich bin jedenfalls nicht imstande in solchen Schnitten, sogar mit den stärksten Vergrößerungen, einen fibrillären Bau nachzuweisen. Nur einige Schnittstellen (Textfig. 7) zeigen, obgleich nicht ganz deutlich, dasselbe Bild, welches ich im Froschknorpel (1908, Fig. 72) beobachten konnte. Man sieht an solchen Stellen ein schwach hervortretendes Netz mit verdickten Knotenpunkten (*grsw*). Die Maschen des Netzes, welche zwischen zwei Spalten (*sp*) liegen, sind gewöhnlich reihenartig angeordnet, so daß ihre mittleren,



Textfig. 7.

Kopfknorpel einer jungen *Sepia officinalis*. Vergr. 2250. *grsw*, Wabenstruktur der Grundsubstanz; *N*, Kern der Knorpelzelle; *P*, Protoplasma der Knorpelzelle; *sp*, Spalten in der Grundsubstanz.

zusammenhängenden Wände eine etwas dunkler hervortretende Linie bilden. Dasselbe Bild tritt beim Studium der Schnitte in schwächer lichtbrechenden Medien, wie z. B. im Wasser, etwas deutlicher hervor; es darf wohl als eine Bestätigung der Auffassung Bütschlis (1898) betrachtet werden, welcher der Grundsubstanz des *Sepia*-Knorpels einen wabigen Bau zuschreibt.

Höchst eigentümlich sieht die Knorpelmasse an einigen Muskelinsertionsstellen aus (Fig. 2). Die Muskelbündel (*M*) dringen nämlich oft sehr tief in die Knorpelgrundsubstanz (*Grs*) ein, in welcher sie, von ihren Zellkernen begleitet, in allen Richtungen verlaufen. Sowohl Quer- (Fig. 2 oben) als auch Längsschnitte durch diese Bündel (Fig. 2 unten links) können nach der Anwendung von elektiven Färbungen von der Grundsubstanz sehr deutlich unterschieden werden. Die oben zitierte, ältere Angabe Köllikers (1844) über muskelähnliche Faserbündel, welche der Knorpelgrundsubstanz einen faserigen Charakter verleihen, bezieht sich wohl nicht auf die Grundsubstanz selbst, sondern auf solche in sie eingedrungene Muskulatur.

2. Der Subradularknorpel der Gastropoden.

Literaturübersicht.

Die knorpelige Beschaffenheit des Stützapparats der Gastropodenradula ist schon seit dem Anfang des vorigen Jahrhunderts bekannt. So beschreibt Cuvier (1806, S. 155) diesen Apparat von *Limax* und *Helix*, welchen er noch für eine Zunge hält, mit folgenden Worten: »La langue, comme dans les autres gastéropodes aussi, est une petite plaque cartilagineuse et élastique, placée sur le plancher de la bouche.«

Die erste genauere histologische Schilderung des Subradularapparates findet man in Leberts Arbeit (1846, S. 443, 4). Der knorpelartige Teil des Mundes von *Buccinum undatum*, lesen wir in dieser Untersuchung: »auf welchen die Hakenchorda (Radula) in ihrer ganzen Länge gespannt ist und welcher äußerlich von Muskelsubstanz bedeckt ist, besteht aus Zellen, welche den Pflanzenzellen oder den kernhaltigen Zellen der Chorda dorsalis einiger Batrachierembryonen nicht unähnlich sind . . . Diese Zellen scheinen gruppenweise zusammengestellt, zwischen welchen durchsichtige Intercellularsubstanz sich befindet. In den Gruppen nehmen die Zellen eine polygonale Form mit abgerundeten Winkeln an.«

Valenciennes (1851, S. 522) weist auf die Tatsache hin, daß der Subradularknorpel in seiner histologischen Beschaffenheit mehr dem Cyclostomenknorpel als dem der Cephalopoden gleicht.

Eine ausführliche Beschreibung, sowohl des anatomischen als auch des histologischen Baues des Zungenknorpels der Gastropoden enthält die Abhandlung Claparèdes über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis* (1857). Auf Grund des Studiums einer bedeutenden Anzahl von Gastropodenarten kommt Claparède zum Schluß, daß man im Bau des Zungenknorpels »zwei bis drei Varietäten« unterscheiden kann. Die eine Varietät, welche bei

Neritina und *Buccinum* zu treffen ist, besteht aus großen geräumigen Zellen und einer spärlichen Grundsubstanz. Die Zellen sind äußerst regelmäßig in Gruppen von vier, acht oder sechszehn Zellen angeordnet. Jede solche Gruppe entsteht infolge der Vermehrung einer Urmutterzelle. Die zweite Knorpelform findet CLAPARÈDE bei *Vitrina*. Hier sind die Zellen sehr klein und die Zellwände besitzen »nur eine unmeßbare Dicke«, so daß das Gewebe mehr einem Epithel als einem Knorpel ähnlich wird. Der Zungenapparat der meisten andern Pulmonaten enthält eine dritte Varietät des Knorpels. Dieser besteht aus einer mit zahlreichen Knorpelkörperchen besäten Grundsubstanz. Die Teilung des Inhalts von Knorpelkörperchen »scheint sehr unregelmäßig vor sich zu gehen, so daß man gewöhnlich in derselben Mutterzelle Tochterzellen von den verschiedenen Größen findet.« Bei vielen *Helix*-Arten »scheint die Grundsubstanz faserig zu sein«. (1857, S. 158 bis 165.)

Die angeführten Angaben CLAPARÈDES werden von BOLL (1869, S. 4—6) in vollem Maße bestätigt. Im Gegensatz dazu schlägt LOISEL (dessen Arbeit auch eine ziemlich vollständige Übersicht der Literaturangaben enthält) eine andere, der Wirklichkeit mehr entsprechende Einteilung der Radulastützapparate der Mollusken vor. Er unterscheidet nämlich die muskulös-bindegewebigen Apparate der Pulmonaten, einiger Nudibranchiaten und Cephalopoden und die knorpeligen Apparate einiger anderer Mollusken (*Buccinum*), welche aus echten Knorpelzellen bestehen und keine Muskelfasern enthalten. Nur die letzteren Gebilde verdienen den Namen Zungenknorpel, die Apparate der ersten Gruppe dürfen nur als Stützorgane (pièces de soutien) bezeichnet werden (1893, S. 518).

Eine, mit der Auffassung LOISELS übereinstimmende Angabe über den Stützbalken der Radula der Pulmonaten finden wir auch in der vor kurzem erschienenen Zusammenstellung SIMROTHS (1911, S. 310). »SEMPERS richtige Angabe«, bemerkt dieser Autor: daß der Stützbalken von Pulmonaten »rein muskulös sei, wurde von CLAPARÈDE, SICARD, LACAZE-DUTHIERS, JOYEUX-LAFFUIE u. a. wieder durch die Behauptung der knorpeligen Beschaffenheit getrübt. Diese ist durch die neueren Untersuchungen, namentlich von PLATE widerlegt, wenn auch über die Natur der Elemente noch keine völlige Einigkeit herrscht. Echtes Knorpelgewebe ist jedenfalls ausgeschlossen«.

Was die neuere Literatur im allgemeinen anbetrifft, so findet man in derselben keine wichtigeren Angaben über die Histologie des Subradularknorpels.

Die umfangreiche Arbeit über das Verdauungssystem der Gastropoden von AMAUDRUT (1898) enthält viele interessante vergleichend-anatomische Bemerkungen über den Subradularknorpel, beschäftigt sich aber garnicht mit dem histologischem Bau desselben.

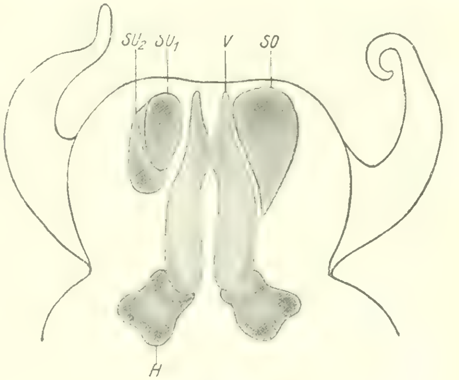
Das Kapitel über den knorpeligen Stützapparat der Radula in der zweiten Auflage von BRONNS Klassen und Ordnungen (SIMROTH, 1896—1907), welches hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen AMAUDRUTS zusammengestellt ist, bespricht ebenfalls nur den anatomischen Bau des uns hier interessierenden Organs.

In LANGS Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere (1900, S. 285) findet man eine kurze, unbegründete Angabe von HESCHELER über den Bau des Gewebes, aus welchem der Subradularapparat der Gastropoden besteht. HESCHELER meint nämlich, daß in diesem Apparat »es sich nicht um echten Knorpel, sondern um ein Gewebe, das eine Zwischenstufe zwischen blasigzelligem Bindegewebe und echtem Knorpelgewebe einnimmt« handeln soll.

Eigne Untersuchungen.

Patella coerulea.

Von den drei untersuchten Gastropodenarten — *Patella coerulea*, *Fissurella graeca* und *Haliotis tuberculata* besitzt die erstere den am kompliziertesten gebauten Knorpelapparat. Schon Claparède konnte in demselben vier Knorpelpaare unterscheiden (1857, Taf. V, Fig. 18). Amaudrut (1898, S. 46) bezeichnet sie als Vorderknorpel (cartilages antérieurs), als Hinterknorpel (c. postérieurs), als obere Seitenknorpel (c. latéraux supérieurs) und als untere Seitenknorpel (c. latéraux inférieurs). Die von mir angefertigten Totalpräparate (Textfig. 8) zeigen jedoch im Bau des Subradularknorpels eine noch größere Komplizierung. Ich unterscheide in ihm zehn Knorpelstücke: zwei vordere (*V*), zwei hintere (*H*), zwei seitliche obere (*SO*) und vier seitliche untere (SU_1 und SU_2). Die letzteren vier werden beim Präparieren des Schneckenkopfes von der dorsalen Seite nur dann sichtbar, wenn man die seitlichen oberen Stücke vorsichtig entfernt (Textfig. 8). Auf der Abbildung Amaudruts sind diese seitlichen unteren Stücke als zwei einheitliche Platten dargestellt worden, auf meinen Präparaten sieht man aber ganz deutlich, daß jede solche Platte aus zwei Teilen besteht: einem ovalen (SU_1) und einem etwa halbmondförmigen (SU_2), welcher den ovalen an dem äußeren und hintereu Rande umgibt. Die beiden Teile sind durch Bindegewebe ziemlich fest miteinander verbunden, weshalb sie beim Präparieren sehr schwer auseinandergehen und gewöhnlich als eine zusammenhängende Platte entfernt werden. Die mikroskopische Untersuchung lehrt jedoch, daß in dem Gewebe, welches die beiden Teile verbindet, keine Knorpelelemente vorhanden sind.



Textfig. 8.

Patella coerulea. Knorpeliger Subradularapparat von der dorsalen Seite gesehen. Vergr. 10. *H*, Hinterknorpel; *SO*, oberer Seitenknorpel; SU_1, SU_2, hinterer Seitenknorpel; *V*, Vorderknorpel. An der linken Seite ist der obere Seitenknorpel wegpräpariert.

Schon beim Studium der Totalpräparate überzeugt man sich, daß die beiden Vorderknorpel eine von den übrigen vier Knorpelpaaren abweichende Beschaffenheit haben (Textfig. 8). Im einfallenden Licht erscheinen sie nämlich bedeutend heller, und nach dem Einlegen des ganzen Knorpelapparats in Glyzerin bleiben sie viel länger undurchsichtig als die übrigen Knorpelstücke. Das Glyzerin dringt also in den Vorderknorpel langsamer ein, woraus zu schließen ist, daß dieser Knorpel eine besonders dichte Konsistenz besitzt.

Eine solche Vermutung wird auch durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt. Auf den nach Mallory gefärbten Schnitten (Fig. 3) kann man die beiden Knorpelarten sogar bei schwächerer Vergrößerung unterscheiden. Die Hauptmasse des Vorderknorpels (*VK*) färbt sich gelb, die übrigen Knorpelstücke, darunter auch der Hinterknorpel (*HK*) — blau. Nach Behandlung der Schnitte mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun sehen allerdings die sämtlichen Knorpel des Subradularapparats braun aus. Die Grundsubstanz des Vorderknorpels ist aber intensiver als die der übrigen Knorpel gefärbt, und außerdem fällt sie durch ihre besonders starke Lichtbrechung auf. Auf solchen Präparaten läßt sich nur im Perichondrium eine feine Lage der bläulich gefärbten, also collagenhaltigen Substanz nachweisen. Die beschriebenen Färbungsreaktionen zeigen uns, daß die sämtlichen Teile des Subradularknorpels reich an Chondromucoiden sind, daß aber die letzteren verschiedene chemische Beschaffenheiten haben, welcher Umstand besonders deutlich bei Anwendung der Malloryschen Methode hervortritt. Die beiden Knorpelarten unterscheiden sich auch in morphologischer Hinsicht. Der Hinterknorpel (Fig. 3 *HK*) stellt einen typischen »Knorpel ohne Grundsubstanz« Köllikers dar mit großen, blasenartigen Zellen und feinen Zwischenwänden. Im Vorderknorpel (*VK*) sind die Zellen durchschnittlich kleiner, die Grundsubstanz dagegen etwas reichlicher ausgebildet. In den beiden Knorpelarten ist eine gruppenweise Anordnung der Zellen nachzuweisen, welche im Hinterknorpel jedoch viel charakteristischer erscheint.

Bei der Anwendung stärkerer Vergrößerungen tritt der Unterschied zwischen den beiden Knorpelarten noch klarer hervor. Die großen mittleren Zellen des Hinterknorpels (Fig. 4) bestehen vorwiegend aus Vacuolen (*v*); Protoplasma (*P*) ist in ihnen nur spärlich, in Form feiner, blaß gefärbter Züge vertreten und enthält eine verhältnismäßig geringe Anzahl runder Körnchen (*b*), welche nach Boraxcarmin und Mallory-Färbung violett aussehen, d. h. sowohl die Kern- (rot) als auch die Plasmafarbe (blau) in sich aufnehmen. Solche Körnchen findet man gewöhnlich auch in den Knorpelzellen der Vertebraten. Es ist mir nicht gelungen mit Sicherheit festzustellen, ob sie in irgendeiner Beziehung zur Tätigkeit des Zellkernes und zur Bildung der Grundsubstanz stehen. Eine solche Vermutung ist allerdings nach der Analogie mit den später zu besprechenden Knorpeln von *Fissurella* und *Haliotis* sehr wahrscheinlich. Die Kerne der mittleren Zellen des Hinterknorpels von *Patella* (Fig. 4 *Nk*) sind kreisrund, reich an Chromatin und liegen gewöhnlich unmittelbar in der Nähe der sich neu bildenden Knorpelscheidewände. Dasselbe Verhalten der Zellkerne habe ich früher (1908, S. 240) auch im Vertebratenknorpel konstatiert und habe schon damals die Vermutung ausgesprochen, daß solche Scheidewände unter dem direkten Einfluß der Zellkerne angelegt werden.

Die peripheren Zellen des Hinterknorpels sind abgeplattet und zeigen keine gruppenweise Anordnung. Ihre knorpeligen Scheidewände werden bei der Annäherung an die Oberfläche des Knorpels immer feiner, bis sie schließlich an den Zellen des Perichondriums (Fig. 3 *Prch*), in welches die Knorpelmasse allmählich übergeht, vollständig verschwinden.

Die neu gebildeten knorpeligen Scheidewände im Hinterknorpel von *Patella* (Fig. 4) bestehen aus zwei dicht aneinanderliegenden, homogen aussehenden Kapseln, zwischen welchen die Grenze in Form einer dunkel gefärbten Linie deutlich hervortritt. In den älteren, dickeren Scheidewänden bemerkt man zwischen den hellen Kapseln noch eine mittlere Grundsubstanzlage. Diese färbt sich auf meinen Präparaten dunkler als die Kapseln und läßt in sich zweierlei Strukturen unterscheiden. In den polygonalen Zwickeln zwischen den Zellen sieht man ein Netz mit ziemlich regelmäßigen Maschen (Fig. 4 *Grsw*). Das Netz entspricht genau dem Bilde der alveolären Struktur, welche ich auch im Knorpel von Wirbeltieren beschrieben habe (1908). Zwischen den Alveolenreihen verlaufen hier und da dunkler gefärbte Linien (Fibrillen), welche der Struktur ein faserig-wabiges Aussehen verleihen. In den älteren Scheidewänden (nicht in den Zwickeln) dominieren solche Fibrillen sehr, so daß die Struktur einen andern, ausgesprochen fibrillären Charakter bekommt (Fig. 4 *Grsf*).

Wie sich bei stärkeren Vergrößerungen ergibt, sind die Zellen des Vorderknorpels etwas reicher an Protoplasma (Fig. 5 *P*) als die des Hinterknorpels. Besonders fällt das Vorhandensein einer sehr großen Menge der oben beschriebenen dunkel-violetten Körnchen in diesen Zellen auf, welche im ganzen Protoplasma zerstreut, besonders dicht aber in der Nähe des Zellkernes angehäuft sind. Letztere (*Nk*) gleichen genau denen des Hinterknorpels. Sehr eigenartig erscheint dagegen die Grundsubstanz des Vorderknorpels. Sie besteht aus Knorpelkapseln und einer mittleren Lage. Die ersteren (Fig. 5 *Kk*) sind auf den mit Mallory gefärbten Schnitten vollständig homogen und grünlich-blau, so daß sie vom ebenfalls bläulich aussehenden Protoplasma schwer zu unterscheiden sind. Erst beim genaueren Zusehen überzeugt man sich, daß die grünlich-blauen Säume typische Knorpelkapseln, d. h. Ausscheidungsprodukte des Protoplasmas und nicht das Protoplasma selbst darstellen. Keines der zahlreichen, im Protoplasma zerstreuten Körnchen (*b*) dringt nämlich in die genannten Säume ein. Die Kapseln sind nur an den mittleren größeren Zellen zu sehen; in den mehr oberflächlichen, kleineren Zellen scheint das Protoplasma unmittelbar mit der gelb gefärbten Grundsubstanz in Berührung zu treten.

Die mittlere Grundsubstanzlage (Fig. 5 *Grsw*) färbt sich, wie gesagt, mit Mallory gelb und zeigt einen typischen alveolären, bzw. wabigen Bau. Die Waben sind gleichmäßig rundlich polygonal; an den Kreuzungsstellen ihrer Wände bemerkt man verdickte Knotenpunkte. In der Grundsubstanz findet man keine Spur von Fibrillen. Die jüngsten Scheidewände bestehen aus zwei Knorpelkapseln und einer zwischen diesen liegenden, kaum wahrnehmbaren gelben Lage. In den älteren Scheidewänden wird diese Lage immer dicker und bekommt einen alveolären Bau.

Nur an der Stelle, wo der Vorderknorpel durch eine Lage von Bindegewebsfasern (Fig. 3 *Bg*) mit dem Hinterknorpel in Verbindung steht, ist die Oberfläche der gelb gefärbten Grundsubstanz unmittelbar von einem faserig-bindegewebigen Perichondrium bedeckt. Hier werden die Knorpelzellen der Oberfläche flacher und gehen so allmählich in die Bindegewebszellen des Perichondriums über. Die ganze übrige Oberfläche des gelb gefärbten Vorderknorpels ist von einer Hülle umgeben, welche aus verhältnismäßig kleinen, verschiedenartig gestalteten, kapselfreien und zum Teil mit Ausläufern versehenen Knorpelzellen und aus einer reichlichen, mit Mallory sich blau färbenden Grundsubstanz besteht. Die Zellen dieser Hülle, ebenso wie die meisten andern Knorpelzellen, besitzen einen pflanzenzellähnlichen Charakter, indem sie ansehnliche Vacuolen und wenig Protoplasma enthalten. Im letzteren sind die oben erwähnten dunkelvioletten Körnchen in geringerer Menge, als in der mittleren Vorderknorpelregion zerstreut. Solche Körnchen trifft man übrigens, obgleich selten, auch in einigen Bindegewebszellen des Perichondriums (Fig. 5). In der knorpeligen Hülle beobachtet man sehr oft zwei- bis mehrkernige Zellen, welche in der Mitte des Vorderknorpels, ebenso wie im Hinterknorpel von *Patella*, nur ausnahmsweise vorkommen. Diese mehrkernigen Zellen scheinen das Resultat einer direkten Kernteilung zu sein, da verschiedenartige Zerschnürungsstadien der Kerne in den Zellen der Knorpelhülle nicht selten sind (Fig. 5). Die feinere Struktur der Grundsubstanz dieser Hülle ist derjenigen im Hinterknorpel sehr ähnlich. Stellenweise, hauptsächlich in der Nähe der gelben Grundsubstanz, erscheint die Struktur ausgesprochen wabig. Mehr peripheriewärts trifft man zwischen den Wabenreihen dunkel gefärbte Fibrillen (Fig. 5 *Grsf*). An der Oberfläche schließlich zerfällt die Grundsubstanz in bindegewebige Fasern des Perichondriums (*Prch*). — Die verästelten Knorpelzellen, welche für die Cephalopoden so charakteristisch sind, konnte ich bei Gastropoden nur in der Knorpelhülle des Vorderknorpels von *Patella* beobachten. Sie bilden hier eine Übergangsform zwischen echten Knorpelzellen und Bindegewebszellen. Die Grenze zwischen der gelb und der blau gefärbten Grundsubstanz des Vorderknorpels ist stellenweise scharf ausgesprochen (Fig. 5 oben); stellenweise aber gehen die beiden Grundsubstanzarten ganz allmählig ineinander über (Fig. 5 unten). Oft kann man sogar beobachten, wie eine und dieselbe Zelle an einer Seite von blauer, faserig-wabiger, an andrer Seite von gelber, rein wabiger Grundsubstanz umgeben wird.

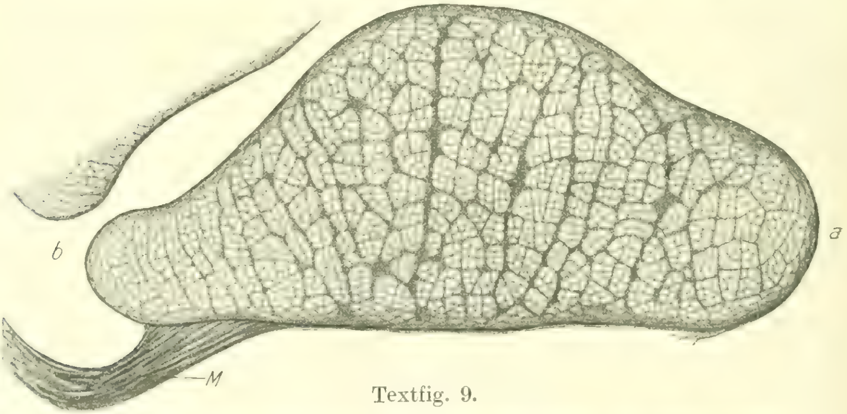
Die eben erörterte Eigenartigkeit der Architektur des Vorderknorpels darf wohl als Ausdruck einer funktionellen Anpassung betrachtet werden. Das Vorderknorpelpaar bildet nämlich den unmittelbar unter der Radula liegenden Teil des Stützapparates und bedarf daher eine besonders große Druckfestigkeit im Vergleich mit andern Knorpelstücken. Solche Druckfestigkeit wird schon in einem gewissen Maße durch die dickeren, mit Mallory sich gelb färbenden Grundsubstanzwände der mittleren Region des Vorderknorpels erzielt. Diese Wände sind auf Fig. 3, wo das hintere Ende des Vorderknorpels abgebildet ist, unregelmäßig angeordnet, in den übrigen Teilen des Vorderknorpels bilden sie ein System von Balken, bzw. Platten, welche in der Richtung der Druckkräfte, die auf den Knorpel ausgeübt werden, gestellt sind. Eine solche Architektur tritt noch deutlicher im Knorpel von *Fissurella graeca* hervor, wo ich sie noch etwas eingehender besprechen werde. Für die mechanische Beanspruchung des Vorderknorpels von *Patella* spielt außerdem die aus kleineren Zellen und einer reichlicheren Grundsubstanz bestehende Knorpelhülle eine sehr wichtige Rolle. Diese Hülle umgibt namentlich den Vorderknorpel in Form eines festen Cylinders und verleiht ihm auf diese Weise einen bedeutenderen Grad von Druck- und Biegungsfestigkeit.

Ähnliche mechanische Einrichtungen treten, wie bekannt, in einigen Pflanzenstengeln und in Röhrenknochen hervor. Sie wurden jedoch auch in den knorpeligen Skeletteilen der Vertebraten beobachtet. So bemerkt SCHAFFER (1901, S. 161, 2), daß die Flossenstrahlen von *Petromyzon marinus* aus einem weichen Knorpel bestehen, daß aber ihre Basalteile von einer dünnen, jedoch harten Knorpelhülle bedeckt werden. Den mechanischen Effekt einer solchen Architektur vergleicht SCHAFFER mit dem der Röhrenknochen. In beiden Fällen soll »eine möglichst starke Versteifung eines Stützorgans« erreicht werden. In der von SCHAFFER beschriebenen Architektur sind jedoch keine Balken, bzw. keine Kraftlinien zu konstatieren. Dieser Umstand kann wohl damit in Zusammenhang gebracht werden, daß die Flossenstrahlen nur auf Biegungs- und nicht auf Druckfestigkeit beansprucht werden.

Eine auffallende Ähnlichkeit, welche zwischen SCHAFFERS Fig. 28 (Flossenstrahl von *Petromyzon*) und meiner Fig. 5 (Subradularknorpel von *Patella*) existiert, bildet ein schönes Beispiel dafür, daß unter dem Einfluß der funktionellen Anpassung identische und dabei höchst eigentümliche histologische Bildungen bei systematisch weit entfernten Tierformen auftreten können. Einem weiteren, nicht weniger interessanten Beispiel werden wir bei der Besprechung des Würmerknorpels begegnen.

Fissurella graeca.

Im Subradularapparat von *Fissurella* unterscheidet AMAUDRUT (1898, S. 58) nur drei Knorpelpaare, nämlich das vordere, das hintere

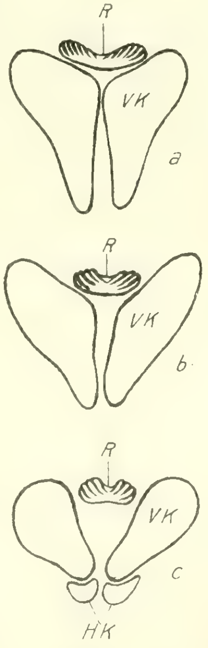


Textfig. 9.

Querschnitt durch den Vorderknorpel des Subradularapparates von *Fissurella graeca*. Vergr. 41. *M*, die beiden Vorderknorpel verbindender Muskel.

und das seitliche ventrale Paar, welch letzteres in Form zweier dünner knorpeliger Streifen entwickelt ist. Aus meinen Untersuchungen folgt, daß alle genannten Knorpel ähnlich gebaut sind und zwar entspricht ihr Bau dem der Hinter- und Seitenknorpel von *Patella.* Die Zellen sind in Gruppen angeordnet (Textfig. 9), wobei jede Gruppe gewöhnlich aus mehreren, durch äußerst feine Grundsubstanzwände geschiedenen Zellen besteht. An beiden Enden des länglichen Querschnittes durch den Vorderknorpel von *Fissurella* (Textfig. 9*a* und *b*) werden die Grenzen zwischen den Zellgruppen undeutlicher, die Grundsubstanzmenge wird hier äußerst gering, so daß man mehr den Eindruck eines blasigen Stützgewebes als eines typischen Knorpels gewinnt. An der Oberfläche des Knorpels werden die Zellen flacher und gehen in die Bindegewebszellen des Perichondriums unmerklich über. Nur stellenweise ist die äußere Knorpellage etwas reicher an Grundsubstanz als die innere, man kann hier aber von keiner ununterbrochenen Knorpelhülle, wie am Vorderknorpel von *Patella* reden.

Die Versteifung des Organs wird bei *Fissurella* hauptsächlich durch die Anordnung der Grundsubstanz in der inneren Knorpelregion erzielt. Auf Textfig. 9 sieht man, daß die ganze Knorpelmasse von einer Art verticaler Balken durchzogen wird. Diese Balken, oder richtiger Grundsubstanzplatten bilden die Grenzen zwischen den ältesten Zellgruppen; sie sind aber stets in der Richtung der Druckkräfte angeordnet, welche während der Kaubewegungen von der Radula auf den Knorpel ausgeübt werden. Die Zweckmäßigkeit einer solchen mechanischen Einrichtung tritt auch bei Betrachtung der Textfig. 10 hervor, auf welcher eine Serie von Querschnitten durch den Knorpelapparat nebst der darauf liegenden Radula (*R*) schematisch abgebildet ist. Man erkennt, daß beim Drücken auf die Radula von oben die beiden Vorderknorpel (*VK*) etwas auseinander geschoben werden, wobei die Drucklinien bzw. Trajektorien in ihrem Innern mit dem Verlauf der obenerwähnten Balken, bzw. Platten, zusammentreffen sollen.



Textfig. 10.

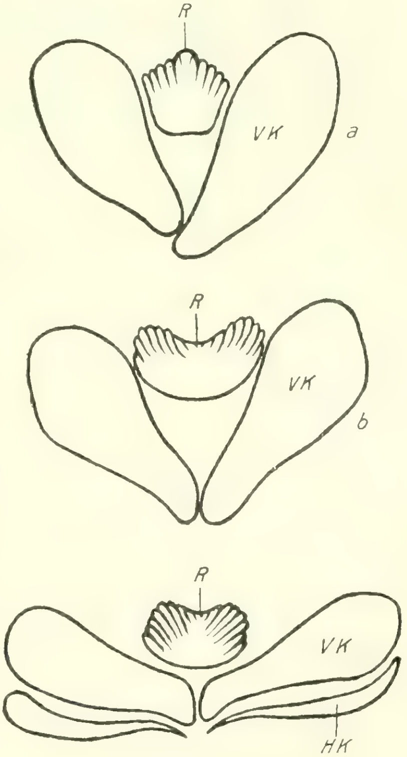
Eine Serie der Querschnitte durch den knorpeligen Subradularapparat von ***Fissurella graeca.*** Vergr. 10. *a*, der vorderste, *c*, der hinterste Querschnitt. *HK*, Hinterknorpel; *R*, Radula; *VK*, Vorderknorpel.

Nach Färbung der Schnitte des *Fissurella*-Knorpels mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun erscheinen sie bei Betrachtung mit bloßem Auge gleichmäßig braun. Die stärkeren Vergrößerungen zeigen jedoch, daß in solchen Schnitten (Fig. 6) nur das Protoplasma (*P*), die Knorpelkapseln (*Kk*) und die jüngeren Scheidewände braun gefärbt sind. Die ältere Grundsubstanz dagegen, welche die Hauptmasse der oben beschriebenen Balken bildet, erscheint bläulich, besteht also vorwiegend aus Collagen. Aus den früheren Untersuchungen von SCHAFFER, HANSEN und von mir ist bekannt, daß das Collagen ein Merkmal des älteren, besonders harten Knorpels bildet. Dieser Umstand bestätigt nochmals unsre Auffassung der vertikalen Balken als einer mechanischen Vorrichtung.

Die feinere Struktur der collagenen Grundsubstanz (Fig. 6 *Grs*) ist genau dieselbe wie die der chondromucoiden Substanz im Hinterknorpel von *Patella*. In den Zwickeln trifft man gewöhnlich einen schön ausgesprochenen Wabenbau (Fig. 7 *Grsw*) mit unregelmäßig angeordneten Alveolen von verschiedener Größe und mit deutlich hervortretenden Knotenpunkten; in den Zwischenwänden dagegen findet man fast immer eine typische fibrilläre Struktur (Fig. 7 *Grsf*). Als Übergang zwischen den beiden Strukturformen betrachte ich die reihenweise angeordneten Alveolen, zwischen welchen die feinsten, dunkel färbbaren Fibrillen eingelagert sind.

Was die chondromucoidhaltigen, jüngeren Knorpelscheidewände (Fig. 6 *Schw*) anbetrifft, so erscheinen sie auf Querschnitten in Form von feinen, doppelkonturierten Streifen, welche von den Knorpelkapseln der dickeren Scheidewände entspringen. Nach der Behandlung der Schnitte mit BLOCHMANNS Gemisch, welches die Knorpelgrundsubstanz besonders intensiv färbt, kann man in jüngeren Scheidewänden (Fig. 8 *Schw*) eine feinste Querstreifung nachweisen, deren Vorhandensein darauf hindeutet, daß die Scheidewand aus einer einreihigen Lage von Alveolen besteht. Die Scheidewandbildung verläuft wohl in der Weise, daß zuerst eine der benachbarten Zellen flüssige, chondromucoidhaltige Substanz an ihrer Oberfläche ausscheidet. Diese Substanz verhärtet sich und wird dabei zu einer einreihigen Alveolenlage. Erst später beginnt auch die zweite der benachbarten Zellen die Grundsubstanz zu bilden, wodurch die junge Scheidewand dicker wird; sie besteht jetzt aus zwei Alveolenreihen, bzw. aus zwei Kapseln. Bei weiterer Ausscheidung der Grundsubstanz, d. h. bei der Bildung der neuen Kapseln, verwandeln sich die früheren Alveolenlagen in eine collagene Masse, in welcher die konzentrische Anordnung der Alveolen um die Knorpelzellen eine Zeitlang erhalten bleibt (Fig. 8 *Grsw*). Später erfolgt unter dem Einfluß des Zellenwachstums und der sich in der Grundsubstanz entwickelnden Spannungen, eine Verschiebung der Alveolen, welche ihre regelmäßige Anordnung verlieren, und stellenweise erfolgt auch die Umwandlung der alveolären Struktur in eine fibrilläre.

Das Protoplasma der Knorpelzellen von *Fissurella*, ebenso wie das der übrigen, von mir untersuchten Gastropoden, ist reich an Chondromucoiden und tritt auf den mit Bleu de Lyon, Bismarckbraun gefärbten Schnitten in Form von braunen Strängen (Fig. 6 *P*) hervor, zwischen welchen geräumige Vacuolen eingeschlossen sind. Neben dem kugelförmigen Zellkern beobachtet man gewöhnlich einige bläulich gefärbte Körnchen verschiedener Größe (Fig. 6 *Chr*), deren Herkunft ich nicht näher verfolgen konnte, welche jedoch den, von mir im Knorpel von *Haliotis* genauer untersuchten, eine Art Chromidien darstellenden Körnchen durchaus ähnlich sind.



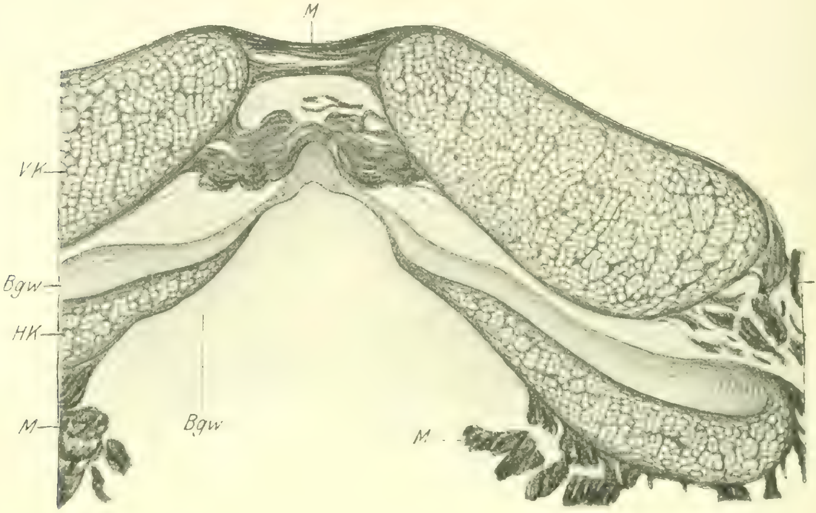
Textfig. 11.

Eine Serie der Querschnitte durch den knorpeligen Subradularapparat von *Haliotis tuberculata* Vergr. 10. Die Bezeichnungen wie in Textfig. 10.

Haliotis tuberculata.

Die Vereinfachung des Knorpelapparates geht bei *Haliotis* noch weiter als bei *Fissurella*. Das ganze Stützorgan der Radula von *Haliotis* besteht nur aus zwei Knorpelpaaren: einem vorderen und einem hinteren. Die gegenseitige Beziehung dieser Knorpel zueinander und zur Radula ist aus der Textfig. 11 ersichtlich. Jeder Vorderknorpel stellt eine längliche, auf Querschnitten etwa birnförmig aussehende Platte dar. In ihrer vorderen Region (Textfig. 11 *a*) sind die Platten (*VK*) so angeordnet, daß sie einen spitzen Winkel bilden, in welchem die Radula (*R*) liegt. Je weiter nach hinten (Textfig. 11 *b* u. *c*), um so stumpfer wird der Winkel und schließlich in der hintersten Region der Knorpelplatten (Textfig. 12) erscheinen ihre distalen Ränder sogar etwas nach unten gebogen. Die beiden Hinterknorpel (Textfig. 11, 12 *HK*) liegen in Form von dünnen Platten unter dem Vorderknorpel und ragen hinten nur wenig über die letzteren hinaus.

Die Architektur der inneren Regionen des Vorderknorpels entspricht der des *Fissurella*-Knorpels. Dieselbe gruppenweise Anordnung der Knorpelzellen und dieselben, obgleich nicht so regelmäßig angeordneten Querbalken (Textrig. 12 *VK*). Die Druckfestigkeit der Knorpelstücke wird außer durch diese Balken noch dadurch vergrößert, daß die oberflächliche Knorpellage meist aus einem grundsubstanzreicheren Knorpel mit kleineren, kapselfreien verzweigten Zellen (Fig. 9 unten) besteht. Hier sehen wir also, ähnlich wie am Vorderknorpel von *Patella*, eine, obgleich stellenweise unterbrochene, Hülle aus festerer Knorpelmasse. Die Hülle ist an den Insertionsstellen der Muskeln (Fig. 9 *M*) besonders stark entwickelt; in die inneren Knorpelregionen geht sie ganz allmählich über. Die chemische Natur der beiden Knorpelarten, soweit ich sie durch Färbungsreaktionen ermitteln konnte, war genau identisch. Mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun färben sich nämlich das Protoplasma, die Knorpelkapseln und die jüngeren Scheidewände braun, die älteren, grundsubstanzreicheren Scheidewände, sowohl im Innern als auch an der Oberfläche des Knorpels, blau.



Textfig. 12.

Querschnitt durch die hintere Region des knorpeligen Subradularapparates von *Haliotis tuberculata*. Vergr. 25. *Bgw*, Bindegewebe; *HK*, Hinterknorpel; *M*, Muskel; *VK*, Vorderknorpel.

Was die feinere Struktur der Grundsubstanz angeht, so tritt sie auf feinen, mit Mallory gefärbten Schnitten oft sehr deutlich hervor (Fig. 9). In der Knorpelhülle ist sie ausgesprochen wabig (*Grsw*); nur hie und da sieht man in ihr dunkler gefärbte Fibrillen, welche jedoch stets zwischen die Alveolenreihen eingelagert sind. In inneren Knorpellagen wird sie immer reicher an Fibrillen, so daß sie im Centrum des Knorpelstückes einen typischen fibrillären Charakter besitzt (*Grsf*); nur in den größeren Zwickeln bleibt die Wabenstruktur erhalten. Es schien mir zuerst, daß das Bild der Fibrillen als Ausdruck einer streifig-wabigen Struktur aufzufassen sei; das genauere Studium überzeugte mich jedoch, daß man es mit einem echt fibrillären Bau zu tun hat und daß, ebenso wie im fibrillären Bindegewebe, keine Querverbindungen zwischen den einzelnen Fibrillen existieren (Fig. 9 $Grsf_1$).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sich die Knorpelmasse teils durch inneres Wachstum, teils durch Anlagerung neuer Schichten an der Oberfläche vergrößert. Auf Fig. 9 kann man verfolgen, wie die Bindegewebszellen des Perichondriums (*Prch*) zu Knorpelzellen werden. Indem sie Knorpelgrundsubstanz auszuscheiden beginnen, werden sie größer, bekommen ein blasiges Aussehen, verlieren allmählich ihre Ausläufer, umgeben sich mit deutlichen Kapseln und vermehren sich schließlich zu den, für das Knorpelgewebe charakteristischen Zellengruppen.

Mit einem solchen Wachstum der Knorpelmasse hängt wohl auch die oben geschilderte Umwandlung der Grundsubstanzstruktur zusammen. Die erst vor kurzem gebildete Grundsubstanz der peripheren Knorpellagen zeigt eine primitive, wabige Struktur. Infolge des Wachstums der ganzen Knorpelmasse wird deren oberflächliche Lage tangential gespannt. Eine solche Spannung ruft die uns bekannte reihenweise Anordnung der Alveolen und die Bildung der Fibrillen zwischen den letzteren hervor. In den inneren Knorpelpartien erfolgt eine Vermehrung und Vergrößerung der Zellen, wodurch die, zwischen den Zellgruppen vorhandene Grundsubstanz in bedeutenderem Grade als an der Knorpelperipherie gepreßt, bzw. ausgedehnt wird. In Zusammenhang mit einer dabei sich vollziehenden Verhärtung der Grundsubstanz werden immer mehr Fibrillen gebildet, welche schließlich die Wabenstruktur fast vollständig ersetzen. Nur in den Zwickeln, wo kein so starker Druck, wie in den Zwischenwänden herrscht, wo sich also die Grundsubstanz in einem etwas weicheren Zustande erhält, kann die Struktur ihren ursprünglichen wabigen Charakter behalten.

Das Protoplasma der Knorpelzellen (Fig. 9 *P*) erscheint genau ebenso wie im Knorpel von *Fissurella*. Neben den Zellkernen (*Nk*) liegen in vielen Zellen Körnchenhaufen (*Chr*), welche ich als einen von Nucleolen abstammenden Chromidialapparat auffasse. Diesen Apparat habe ich schon früher ausführlicher beschrieben; ich brauche daher auf die Einzelheiten nicht nochmals einzugehen und verweise auf meine diesbezügliche Mitteilung (1909b). Hier möchte ich nur den Umstand hervorheben, daß die haufenweise um die Zellkerne angeordneten Körnchen (*Chr*) im Knorpel von *Fissurella* und *Haliotis* mit den im Protoplasma der Knorpelzellen von *Patella, Limulus* und manchen Vertebraten zerstreuten Körnchen (*b*) eine große Ähnlichkeit besitzen. Alle diese Körnchen stellen wohl Produkte der Kerntätigkeit dar. Sie können entweder dem Protoplasma eine formative Energie (zur Grundsubstanzbildung) verleihen oder von demselben als Material für den Aufbau der Grundsubstanz verwendet werden.

IV. Das Knorpelgewebe der Würmer.

Literaturübersicht.

Das Knorpelgewebe kommt nur bei den Sabelliformia unter den Chaetopoden vor. Es entwickelt sich als ein Stützapparat in den Kiemenfäden. Die Knorpelzellen sind hier im Vergleich mit den übrigen histologischen Elementen so groß, daß sie schon vor der Begründung der allgemeinen Zellenlehre, im Jahre 1838 von Grube beschrieben wurden. Die Hauptfäden der Kiemen sind, nach dem genannten Autor »sehr biegsam, aber doch von einer hornigen Textur und so konsistent, daß man von ihnen Epidermis und Pigmentschicht entfernen kann, ohne sie selbst zu verletzen; sie bestehen aus einer Reihe dicht hintereinander stehender Scheidewände und Kämmerchen«. Aus ähnlichen Kämmerchen, in welchen »hin und wieder runde Kügelchen, wie Blutkügelchen« liegen, besteht auch das Innere der Nebenfäden, was den letzteren ein gegliedertes Aussehen verleiht. In den beiden Basisblättern, welche vom Kopf des Wurmes entspringen und auf welchen die Hauptfäden sitzen, bemerkt Grube »ein ganz eigentümliches, sehr zartes, fast schwammiges Gebilde«, welches ihm »aus klaren eiförmigen Bläschen zusammengesetzt« zu sein scheint (1838, S. 28). Ich brauche kaum hervorzuheben, daß die Kämmerchen und die eiförmigen Bläschen Grubes nichts andres als Knorpelzellen, seine runden Kügelchen aber die Zellkerne waren.

In der etwas später veröffentlichten Arbeit Quatrefages' (1850, S. 295 bis 296) findet man schon eine genauere Beschreibung des Annelidenknorpels. «A la partie antérieure du corps des Sabelles, des Serpules etc.», sagt er: «on trouve un véritable squelette intérieur sur lequel viennent s'insérer les muscles du corps et ceux de la tête. Ce squelette se prolonge de manière à former une sorte de charpente dont la forme est reproduite au dehors par celle des branchies elles-mêmes. La portion branchiale de ce squelette adhère intimement à la portion céphalique chez les Serpuliens. Au contraire, chez les Sabelles, ces deux portions ne sont que très faiblement réunies l'une à l'autre, et voilà pourquoi la couronne de branchies des Sabelles se détache si aisément du corps de l'animal. Dans le corps comme dans la branchie, le squelette présente l'aspect d'un cartilage moins résistant que les muscles ou les tendons qui s'y insèrent. Sa substance est parfaitement transparente et entièrement composée de cellules juxtapposées. Ces cellules sont généralement allongées et disposées sur plusieurs rangs dans les troncs branchiaux. Dans les barbules, elle ne forment qu'une seule rangée qui commence par une cellule sphérique logée au milieu de celles du tronc. Des cellules ovoïdes decroissant rapidement de diamètre forment la base du squelette de la barbule, qui conserve ensuite les mêmes dimensions jusqu'à son extrémité. Une membrane fibreuse très resistante revêt tout le squelette et représente une sorte de périoste.»

Im nächsten Jahr beobachtet Leydig (1851, S. 328—329) dasselbe Gewebe in den Kiemen von *Amphicora mediterranea.* »Bemerkenswert«, schreibt er, »ist der feinere Bau dieser Kiemen: sie besitzen in den Stämmen eine Art Skelet, das von Kalilösung nicht angegriffen wird und in seinem Aussehen sehr an den Knorpel erinnert, welcher bei den Fischen die Kiemenblättchen stützt. Es besteht das betreffende Skelet aus zwei Reihen viereckiger Körper, die hell und scharf konturiert sind und nach Essigsäure in jedem einen kleinen Kern erkennen lassen. Sie nehmen sich dann aus wie Zellen mit verdickten Wänden.« Ein ähnliches Kiemengerüst findet Leydig (1854, S. 313) auch bei *Serpula,* wo es »aus sehr dicht aneinander liegenden, gewissermaßen knorpelähnlichen Zellen« besteht.

Eine eingehende Darstellung des Knorpelapparates der Anneliden lieferte Kölliker in seinen Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre (1858, S. 114—116). In der Mitte jedes Kiemenhauptstrahles von *Sabella unispira* findet er einen knorpeligen Achsenstrang, dessen »Zellen eine rundlich polygonale Form, eine Größe von 0,02—0,04‴ und darüber, eine Wandung von 0,0005 bis 0,0001‴ Dicke und einen wasserklaren Inhalt mit einem kleinen runden Kern samt Kernkörperchen besitzen«. In bezug auf ihr Verhalten gegen Säuren und Alkalien stimmen diese Zellen ebenfalls mit Knorpelzellen von Wirbeltieren überein. In den Nebenstrahlen liegen die Knorpelzellen in einer Reihe und zeigen eine sehr regelmäßige Bildung. Alle Stränge der Hauptstrahlen setzen sich auch in die beiden die Kiemenstrahlen stützenden Blätter und verschmelzen dort zu zwei mächtigen Knorpelplatten, welche an der Rückenseite miteinander verwachsen, an der Bauchseite dagegen nur dicht zusammentreten.

In neuerer Zeit wurden meines Wissens keine speziellen Untersuchungen über den Knorpel der Anneliden angestellt. Einige kurze beiläufige Bemerkungen darüber, welche wir in andern Organen gewidmeten Arbeiten finden, enthalten nichts Neues.

Eigne Untersuchungen.

Das Knorpelskelet der Sabelliden besteht, wie es die früheren Autoren richtig schilderten, aus zwei Platten, welche in den basalen Kiemenblättern liegen, sowie aus den die Hauptstrahlen der Kiemen durchziehenden Knorpelfäden und schließlich aus ebensolchen jedoch feineren Fäden der Nebenstrahlen.

Im Knorpelgewebe unterscheidet man blasige, polygonale, bzw. rundliche Zellen und eine spärliche Grundsubstanz, welche einen sehr gut ausgesprochenen chondromucoiden Charakter besitzt. Sie färbt sich nämlich intensiv mit Thionin, erhält eine dunkelblaue Farbe nach der Anwendung der HANSENschen Methode und wird braun nach Behandlung mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun.

Wenn man die basalen Knorpelplatten auf Querschnitten (Fig. 12 *Bp*) untersucht, so erscheinen die Knorpelzellen unregelmäßig angeordnet. Sie sind verschieden groß und recht mannigfaltig gestaltet. Nur selten findet man hier von der übrigen Knorpelmasse abgesonderte Zellengruppen. Auf Längsschnitten bietet dagegen derselbe Knorpel ein ganz andres Aussehen dar (Fig. 10 *Bp*). Die Zellen erscheinen dann gewöhnlich viereckig, plattgedrückt und in Form von Säulchen angeordnet. Einige dieser Säulchen setzen sich auch in die Hauptstrahlen der Kiemen fort.

Das Knorpelskelet der Hauptstrahlen ist sehr regelmäßig gebaut. Bei einigen Sedentariern (*Sabella infundibulum* — Fig. 19 *Hs*) besteht es aus einer Reihe abgeplatteter Zellen, welche an der Oberfläche des Stranges eine dickere Grundsubstanzmasse ausscheiden, voneinander dagegen nur durch ganz feine Zwischenwände getrennt werden. Die Architektur eines solchen Hauptstrahles, welche man mit einem hohlen dickwandigen Cylinder vergleichen kann, gleicht der der Chorda von *Amphioxus*. Der übereinstimmende morphologische Bau ist auch hier als Ausdruck einer und derselben Funktion der beiden genannten Gebilde zu betrachten. Sowohl die knorpeligen Hauptstrahlen der Chätopodenkiemen als auch die Chorda dorsalis der Acranier sind elastische Achsen, deren Hauptaufgabe darin besteht, die Kieme, bzw. den ganzen Körper zu stützen, d. h. ihnen eine gestreckte Form zu verleihen.

Eine ähnliche Architektonik beobachtete SCHAFFER (1901, S. 129, Fig. 10) auch in den Flossenstrahlen von *Ammocoetes*, wo sie gleichfalls zur Biegungsfestigkeit beiträgt.

Die Knorpelachsen in den Hauptstrahlen der *Sabella infundibulum* bestehen, wie gesagt, je aus einer Reihe von Knorpelzellen. In ihren dickeren, basalen Regionen kann man jedoch zwei bis vier solcher Reihen unterscheiden (Fig. 18 *Hs*). Eine noch größere Anzahl von Knorpelzellen findet man auf Querschnitten durch die Hauptstrahlen andrer von mir untersuchter Sedentarier (Fig. 11, 12). Bei *Spirographis Spallanzani* sind gewöhnlich sämtliche Zellen eines solchen Querschnittes (Fig. 12 *Hs*) durch eine dickere Scheidewand, welche den ovalen Querschnitt der Länge nach durchzieht, in zwei Gruppen geteilt. In den Hauptstrahlen von *Branchiomma Köllikeri* (Fig. 11 *Hs*) sieht man, daß jede solche primäre Zellengruppe in eine Anzahl von kleineren, sekundären Gruppen zerfällt.

Die in den Nebenstrahlen verlaufenden Knorpelstränge werden je aus einer Reihe von Zellen gebildet, die jedoch nur selten plattgedrückt, gewöhnlich aber mehr oder weniger stark in die Länge ausgezogen sind. Die durchschnittliche Größe dieser Zellen ist viel geringer als die der Hauptstrahlzellen. Bei einigen Anneliden, wie z. B. bei *Sabella infundibulum* (Fig. 19 *Ns*), sind die äußeren, mit dem Perichondrium in Berührung tretenden Knorpelwände der Nebenstrahlen dicker als die inneren, die benachbarten Zellen voneinander trennenden Knorpelwände. Hier erscheint also der ganze Strang in Form eines dickwandigen Cylinders, dessen Hohlraum durch feine Querwände in einzelne Zellen geteilt wird. In andern Fällen (*Branchiomma Kölliker* — Fig. 11 *Ns*) sind einige Zellen in der basalen Region des Nebenstrahls allseitig von gleichdicken Grundsubstanzlagen umgeben, weshalb eine solche Region bei Betrachtung von außen gegliedert erscheint und mehr an eine Kette als an einen glattwandigen Cylinder erinnert. In den distalen Partien des Stranges sind die peripheren Knorpelwände gewöhnlich auch hier (Fig. 11 *Ns*) dicker als die Zwischenwände.

Die erste basale Knorpelzelle des Nebenstrahls ist stets viel größer als die übrigen Nebenstrahlzellen. Bei *Branchiomma Kölliker* (Fig. 10 *Bz*) übertrifft sie sogar diejenige der meisten Hauptstrahlzellen. Die Gestalt dieser Basalzelle ist im Vergleich mit andern Knorpelzellen gleichfalls abweichend. Bei *Sabella infundibulum* (Fig. 18, 19 *Bz*) erscheint sie kugelförmig, wobei ihre knorpelige Membran sich in einer losen Verbindung, vielleicht sogar nur in Berührung mit der Knorpelmasse des Hauptstrahls befindet. Sie bildet also eine Art Scharnier, durch welches die Skeletachse des Nebenstrahls an der des Hauptstrahls beweglich befestigt ist. Bei *Br. Kölliker* erscheint die Basalzelle auf Querschnitten durch die Nebenstrahlen kreisrund (Fig. 10 *Bz*), auf Längsschnitten dagegen (Fig. 11 *Bz*) viereckig, wobei sie mit ihrer breiteren Basis an der Oberfläche des Hauptstranges festsitzt, an ihrem distalen, schmaleren Ende den Knorpelstrang des Nebenstrahls trägt. Die Einrichtung der Basalzelle verleiht also hier dem Nebenstrahl keine so leichte Beweglichkeit wie bei *S. infundibulum*. Die Beweglichkeit wird aber in diesem Nebenstrahl auf anderm Wege, nämlich durch den oben erwähnten gegliederten Bau seiner proximalen Partien erreicht.

Im Anschluß an die obige Betrachtung der Skeletelemente der Chaetopodenkiemen möchte ich auch die sie bewegenden Muskeln beschreiben. In den von mir untersuchten Kiemen konnte ich drei Arten von Muskeln nachweisen, erstens die Längsmuskeln der Hauptstrahlen

(M_1), zweitens die Muskeln, welche die Knorpelstränge der benachbarten Hauptstrahlen (M_2) und drittens diejenigen, welche die Knorpelstränge der benachbarten Nebenstrahlen miteinander verbinden (M_3).

Die Längsmuskeln sind in den Hauptstrahlen von *Spirographis Spallanzani* (Fig. 12) besonders mächtig entwickelt. Die Muskelbündel treten hier in die Kiemenstrahlen aus den basalen Kiemenplatten, wo sie in Form eines mächtigen Stranges (*M*) verlaufen. Dieser Strang teilt sich, ebenso wie der dicke Nervenstrang (*Nv*) und das starke Blutgefäß (*Gf*) der Kiemenplatte, in mehrere kleinere Äste, welche die Hauptstrahlen versorgen. In jeden Hauptstrahl tritt also ein Knorpelstrang (*Hs*), ein Muskelstrang (M_1), ein größeres Blutgefäß (*Gf*) und zwei Nervenstränge (*Nv*) ein, welche letzteren den beiden Seitenwänden des Strahls dicht anliegen. Auf einem etwas schief geführten Querschnitt durch den Wurm (Fig. 12) kann man beobachten, daß der Muskelstrang in der Basalregion des Hauptstrahls eine bedeutendere Dicke als der Knorpelstrang besitzt, daß er aber entsprechend dem weiteren Verlauf des Hauptstrahls immer feiner wird, um schließlich vollständig zu verschwinden (Fig. 12 rechts). Der Muskelstrang verläuft auf diese Weise nur in der basalen Partie des Hauptstrahls, welche mit benachbarten Hauptstrahlen durch eine dünne Membran — Fortsetzung der Basalplatte — verbunden wird. Der Muskelstrang verläuft stets an der centralen, der elastische Knorpelstrang dagegen an der peripheren Seite des Hauptstrahles, so daß der letztere, infolge der Muskelkontraktion, in der Richtung zur Kopfspitze gebogen wird. Außer den beschriebenen Längsmuskeln konnte ich in den Kiemen von *Sp. Spallanzani* keine weitere Muskulatur nachweisen.

Bei sämtlichen andern von mir untersuchten Sedentariern setzt sich die Längsmuskulatur auch in distale Regionen der Hauptstrahlen fort, wo sie aber eine abweichende Form erhält. Sie zerfällt hier nämlich in kurze Abschnitte (Fig. 10, 19 M_3), welche die Basalteile der Nebenstrahlen miteinander verbinden und eine Verschiebung der letzteren gegeneinander verursachen können. Bei stärkerer Kontraktion sind diese Muskeln wohl imstande, auch eine Einrollung des ganzen Hauptstrahls in der Richtung zur Kopfspitze zu bewirken. In den mit Nebenstrahlen versehenen Basalteilen der Hauptstrahlen von *Sabella infundibulum* sind die Längsmuskeln der Hauptstrahlen (Fig. 18 M_1) zugleich auch die Muskeln der Nebenstrahlen (M_3).

Eine dritte Art von Kiemenmuskeln verbindet die basalen Partien der Hauptstrahlen miteinander, bedingt also bei ihrer Kontraktion ein Zusammenschieben derselben. Solche Quermuskeln sind bei *Sabella* *reniformis* sehr schwach, bei *S. infundibulum* (Fig. 18 M_2) schon ganz deutlich, am mächtigsten aber bei *Branchiomma Köllikeri* (Fig. 10 M_2) entwickelt.

Die Knorpelzellen sämtlicher von mir untersuchten Anneliden haben dasselbe blasige pflanzenzellenähnliche Aussehen wie die Zellen im Knorpel der Gastropoden und Vertebraten. Die Hauptmasse der Zelle ist mit Flüssigkeitsvacuolen erfüllt, das Protoplasma (Fig. 13, 15 *P*) umgibt nur den Zellkern in Form einer Hülle, von welcher einige protoplasmatische Ausläufer entspringen, die jedoch (wenigstens auf dem fixierten Material) ganz kurz sind und im Inneren der Zellen kein zusammenhängendes Netz bilden, wie es in den Knorpelzellen der Gastropoden zu beobachten ist. Jede Knorpelzelle enthält gewöhnlich einen, seltener zwei Kerne. Ich war nicht imstande im Protoplasma irgendwelche körnige Einschlüsse zu konstatieren.

Der Bau der Knorpelgrundsubstanz erscheint bei schwächeren und auf dunkel gefärbten Schnitten sogar bei den stärksten Vergrößerungen vollständig homogen (Fig. 10, 11, 12, 18, 19). Nur auf feinen, nach HANSENS Methode sehr vorsichtig behandelten Schnitten unterscheidet man in den knorpeligen Scheidewänden zweierlei Schichten. Die die Knorpelzelle unmittelbar umhüllende Schicht, welche man als Knorpelkapsel bezeichnen kann (Fig. 13, 15 *Kk*), bildet gewöhnlich die Hauptmasse der Scheidewand. Zwischen den Knorpelkapseln der benachbarten Zellen befindet sich eine meist sehr feine Schicht der eigentlichen Grundsubstanz (Fig. 13, 15 *Grs*), welche nach HANSENS Methode ebenso wie die Knorpelkapseln blau, jedoch viel intensiver als letztere gefärbt wird. Nur in den Zwickeln zwischen drei oder vier Knorpelzellen tritt die mittlere Grundsubstanz in größeren Mengen hervor, indem sie hier auf Schnitten in Form von drei- bis viereckigen Feldern erscheint. Ausnahmsweise findet man im Kiemenknorpel allerdings Stellen, wo die mittlere Grundsubstanz eine ebenso dicke Lage wie die Knorpelkapseln oder eine noch dickere bildet (Fig. 17).

Unmittelbar an der Grenze des Perichondriums (Fig. 15, 17 *Prch*) liegt immer eine mehr oder weniger feine Lage der eigentlichen Grundsubstanz (Grs_1). Es läßt sich denken, daß die Knorpelzelle an ihrer Oberfläche zuerst diese Lage und erst sekundär die Knorpelkapsel ausscheidet. Die mittlere Grundsubstanzlage stellt also ebenso wie bei den Gastropoden, nichts andres als die modifizierte Knorpelkapsel dar.

Nicht alle Zwickel werden jedoch von Knorpelgrundsubstanz ausgefüllt. In den größeren von ihnen finde ich auf meinen Präparaten nicht selten einen protoplasmatischen Inhalt (Fig. 13 *x*). Es ist schwer zu sagen, ob man es in diesem Fall mit degenerierten Knorpelzellen oder mit Resten der in die Knorpelmasse einbezogenen Epithelzellen zu tun hat.

Auf Querschnitten durch die Knorpelscheidewände kann man in letzteren keine feinere Struktur nachweisen. Sogar mit stärksten Vergrößerungen sehen sowohl die Knorpelkapseln als auch die mittleren Grundsubstanzlagen vollständig homogen aus. Wenn man dagegen die dünneren Scheidewände, deren Dicke oft nur 2—3 μ beträgt, von der Fläche betrachtet (solche Flächenansichten sind in jedem Knorpelschnitt zu finden), so tritt eine regelmäßig netzige bzw. wabige Struktur ziemlich deutlich hervor (Fig. 13, 15 *Kw*). Es ist unmöglich in der letzteren irgendeine Spur von Fibrillen nachzuweisen. Ich war nicht imstande festzustellen, ob diese Struktur den Knorpelkapseln oder der mittleren Grundsubstanzlage angehört.

Nach Hansens Methode färbt sich die ganze knorpelige Scheidewand, wie schon oben erwähnt, blau. Sie enthält also Chondromucoide, welche jedoch, ebenso wie im Vorderknorpel von *Patella* (Fig. 5), verschiedener chemischer Natur sind. Nach Anwendung der Dreifachfärbung Mallorys erscheint auch im Annelidenknorpel die mittlere Grundsubstanz (Fig. 17 *Grs*) gelblich-braun, die Knorpelkapseln dagegen (*Kk*) bläulich.

Eine besondere Besprechung verdient die collagenartige Masse, welche die Knorpeloberfläche sowohl in Basalplatten als auch in Haupt- und Nebenstrahlen der Würmerkiemen umhüllt. Diese mit Bleu de Lyon, Bismarckbraun blau und nach Hansens Methode rot sich färbende Masse habe ich als Perichondrium (*Prch*) bezeichnet, obgleich sie mit dem typischen bindegewebigen Perichondrium der Mollusken und Wirbeltiere nicht identifiziert werden darf. Um die Knorpelachse jedes Kiemenstrahls bildet diese feste collagenartige Masse eine Art Cylinder, welcher die Biegungsfestigkeit des Strahls bedeutend erhöht. Außerdem füllt diese Masse in den Kiemen fast alle freien Räume zwischen der Epidermis und den inneren Organen aus. In den größeren Räumen der basalen Kiemenplatte bekommt sie einen spongiösen Charakter (Fig. 12 oben), indem sie in Bündel collagener Fasern zerfällt, welche sich miteinander in verschiedenartigen Richtungen kreuzen. Die Fasern treten auch in die Muskulatur (*M*) ein, wodurch letztere auf Querschnitten in größere oder kleinere Felder geteilt erscheint.

Die perichondrale collagenhaltige Masse erscheint bei schwächeren Vergrößerungen entweder strukturlos (Fig. 10, 12 *Prch*) oder gestreift (Fig. 11, 18, 19 *Prch*). Stärkere Vergrößerungen (Apochr. 2 mm, Oc. 4) enthüllen in ihr jedoch eine typische und sehr deutliche alveoläre Struktur. Auf Querschnitten durch den Hauptstrahl der Kieme von *Sabella reniformis* (Fig. 15) besteht dies Perichondrium aus unregelmäßig angeordneten, polygonal-rundlichen, durchschnittlich etwa 1 μ großen Waben, deren Wände mit Fuchsin rot gefärbt werden, während ihre Hohlräumchen farblos bleiben. Stellenweise ordnen sich die Waben in Reihen, welche der Perichondriumoberfläche parallel verlaufen und das oben erwähnte streifige Aussehen des Perichondriums hervorrufen. Sehr charakteristisch erscheint die oberflächliche, an die Epidermis grenzende Lage des Perichondriums (*alv*). Die Alveolenwände sind hier senkrecht zur Oberfläche gestellt, wodurch ein sogenannter Alveolarsaum Bütschlis entsteht, welcher in der äußersten Lage wabig strukturierter Substanzen überall zu finden ist.

Auf Fig. 16 ist ein Stück des nach Mallory gefärbten Perichondriums (*Prch*) nebst einigen Epidermiszellen (*Ep*) von einer jungen *Sabella reniformis* abgebildet. Die collagenartige Masse erscheint hier blau und zeigt einen deutlichen und typischen Wabenbau. Sowohl die Größe, als auch die Gestalt der Waben sind verschieden. Ihr Durchmesser schwankt von $^1/_2$ bis 3 μ, wobei die kleineren Waben oft einen Alveolarsaum um die größeren bilden. Die reihenweise angeordneten Waben sind gewöhnlich in der Richtung der Reihe mehr oder weniger ausgezogen. Der Alveolarsaum an der Berührungsstelle mit der Epidermis tritt auch hier stellenweise ganz deutlich hervor (*alv*).

Auf der Grenze zwischen dem Perichondrium und der Knorpelgrundsubstanz (Fig. 17) sind die äußersten Waben des Perichondriums ebenfalls in Form eines Alveolarsaums (*alv*) angeordnet.

Das obenbeschriebene Perichondrium wurde auch von Kölliker (1858) in den Hauptstrahlen der Chaetopodenkiemen beobachtet und abgebildet. Es wurde jedoch von dem genannten Autor ganz irrtümlich als »longitudinale Muskellage« aufgefaßt.

In bezug auf die Histogenese des Perichondriums möchte ich folgendes bemerken. Bei *Branchiomma Köllikeri* (Fig. 11), *Sabella infundibulum* (Fig. 18, 19) und *S. reniformis* (Fig. 15—17) findet man in ihm keine Zellen, welche man eventuell als Bildnerinnen seiner Substanz auffassen könnte. Die letztere kann auch keinesfalls von den Knorpelzellen stammen. Es bleibt also nur eine einzige Vermutung übrig, diejenige nämlich, daß die perichondrale Masse von den Epidermiszellen ausgeschieden wird. Die auf meinen Fig. 15 und 16 wiedergegebenen Bilder sprechen ganz entschieden für eine solche Vermutung. Die Epidermiszellen sind nämlich stark in die Länge gezogen, wobei ihr Protoplasma eine deutliche Längsstreifung zeigt, welcher Umstand in den Epithelzellen gewöhnlich mit einer secretorischen oder excretorischen Tätigkeit in Zusammenhang steht. Wir wissen allerdings, daß eine solche Tätigkeit sich an der äußeren Oberfläche der Epidermis vollzieht, wo die Cuticula ausgeschieden wird. Es scheint mir jedoch, daß sie an der inneren Epidermisfläche noch viel intensiver ist. Schon oben, bei der Besprechung des Molluskenknorpels hob ich hervor, daß die Zellkerne sich gewöhnlich in derjenigen Zellregion finden, wo sich eine besonders intensive formative Tätigkeit entwickelt. Die meisten Zellkerne der Epidermis einer jungen *S. reniformis* (Fig. 15 *Ne*) liegen in der nächsten Nachbarschaft des Perichondriums, welches also vermutlich unter dem Einfluß der Kernstoffe auf das Protoplasma gebildet wird. Die dem Perichondrium unmittelbar anliegende Lage des Protoplasmas ist viel dunkler tingierbar als das übrige der Epidermiszellen. Die Grenze zwischen der Epidermis und dem Perichondrium ist jedoch ebenso scharf ausgesprochen, wie die zwischen dem Protoplasma und der Grundsubstanz des Knorpels. In beiden Fällen müssen wir also annehmen, daß die Grundsubstanz von entsprechenden Zellen in Form eines Secrets ausgeschieden wird, im Gegensatz zum Knochengewebe, wo, wie ich schon früher zeigte (1909, Fig. 24), das Protoplasma der Osteoblasten in die Grundsubstanz ganz allmählich übergeht, wo also die letztere durch einen Umbildungsprozeß aus dem ersteren entsteht.

Weiteren Aufschluß über den Bildungsprozeß des Perichondriums gewinnt man beim Studium des Baues der Zellkerne. Bei Anwendung der MALLORY-Färbung (Fig. 16) unterscheidet man in den Kernen der Epidermiszellen zwei Arten von Chromatinkörnchen: bräunlichgelbe und blaue. Diese Doppelartigkeit des Chromatins tritt übrigens, obgleich nicht so deutlich, auch auf den nach HANSEN gefärbten Schnitten hervor (Fig. 15). Sie ist allerdings nur bei jüngeren Tieren nachzuweisen (auf Fig. 13 und 14, welche Querschnitte durch erwachsene Würmer darstellen, sehen alle Chromatinkörnchen blau aus) und darf wohl als Ausdruck einer besonders lebhaften, mit der Perichondriumbildung in Zusammenhang stehenden Funktionierung des Zellkernes betrachtet werden. Diejenigen Epidermiskerne, welche in der Mitte der Zellen (Fig. 15 *Ep* rechts) bleiben, enthalten nur eine Art Chromatinkörner.

In den dem Perichondrium benachbarten Regionen der Epidermiszellen findet man eine Anzahl von Körnchen (Fig. 16 *k*), welche nach MALLORY-Färbung sich durch ihre blaue Farbe vom gelben Protoplasma unterscheiden. Diese Körnchen können mit den von mir im Gastropodenknorpel beobachteten Chromidien verglichen werden. Sie sind an der Oberfläche des Perichondriums besonders dicht angehäuft und stellen wohl diejenigen Produkte der Epidermiszellen dar, welche zum Aufbau des Perichondriums dienen.

Ein etwas abweichendes Aussehen bietet das Perichondrium der erwachsenen *Spirographis Spallanzani.* In der deutlich wabigen, collagenartigen Masse dieses Perichondriums (Fig. 13, 14 *Prch*) findet man hier und da verzweigte, sowohl miteinander als auch mit den Zellen der Epidermis durch Ausläufer verbundene Zellen (Fig. 13 Epz_1, Fig. 14 *Epz*). Nach einer vergleichenden Untersuchung mehrerer Schnitte kam ich zur Überzeugung, daß solche Zellen von der Epidermis stammen. Auf dieselbe Weise nämlich, wie die in die Knochenzellen sich umwandelnden Osteoblasten, werden einige Epidermiszellen (Fig. 13 *Epz*) von der sich bildenden Substanz des Perichondriums umhüllt. An einigen Stellen erinnert das Perichondrium mit seinen verästelten Zellen lebhaft an das Knochengewebe, an andern Stellen (Fig. 13 rechts) sieht es jedoch mehr der Dentinsubstanz ähnlich. Im letzteren Falle senden die Epidermiszellen, ebenso wie die Odontoblasten der Vertebraten, in die von ihnen gebildete Grundsubstanz feine Ausläufer (Fig. 13, 14 *Za*), welche sich zum Teil verästeln, vorwiegend aber einander parallel verlaufen. Solche Ausläufer, bzw. Kanälchen, ziehen oft durch die ganze Dicke des Perichondriums, reichen also bis zur Oberfläche des Knorpels. Das Vorhandensein von grün gefärbtem Protoplasma in den meisten Kanälchen (nach HANSENS Methode) kann als Beweis dienen, daß man es hier mit wirklichen Zellfortsätzen und nicht mit einer Kunststruktur des Perichondriums zu tun hat.

Ich habe schon hervorgehoben, daß das wabige Perichondrium ganz allmählich in die faserige, der bindegewebigen Grundsubstanz von Vertebraten ähnliche Masse übergeht, welche das Innere der Kiemenbasalplatte ausfüllt. Stellenweise, obgleich ziemlich selten, kann man die Bildung collagener Fibrillen auch im Perichondrium, namentlich in den Wänden der reihenweise angeordneten Waben beobachten. Man begegnet hier wohl demselben Prozeß der Umwandlung einer wabigen in eine fibrilläre Struktur, den ich schon im Knorpel der Mollusken und Vertebraten beschrieben habe.

Es war mir leider bis jetzt unmöglich die Entwicklung der Kiemen von *Spirographis Spallanzani* zu untersuchen, daher kann ich nicht bestimmt sagen, ob die Zellen, bzw. die Zellgruppen, welche im Innern der Kiemenplatte zwischen den collagenen Bündeln liegen, ebenso wie die Zellen des Perichondriums, von der Epidermis stammen, oder ob sie richtige Bindegewebszellen darstellen. Wäre letzteres der Fall, so müßten wir annehmen, daß die collagenartige Grundsubstanz bei einer und derselben Tierform sowohl von Ectoderm- als auch von Mesodermzellen geliefert werden kann.

V. Der Knorpel und das knorpelähnliche Gewebe bei Arthropoden.

Literaturübersicht.

Typisches Knorpelgewebe ist bis jetzt zwischen den Arthropoden nur bei der Gattung *Limulus* bekannt. Schon im Jahre 1858 veröffentlichte Gegenbaur ganz richtige Angaben über das Vorkommen von Knorpel in der Basalregion der Kiemen von *Limulus moluccanus*. Die inneren Fortsätze des Chitinskelettes, bemerkt er: »die zwei vom Rücken des Abdomens hereinragende starke Leisten bilden, setzen sich durch Bindegewebe mit pyramidalen Fortsätzen des Abdominalinteguments der Bauchfläche in Verbindung, und zwar findet sich je einer der letzteren Fortsätze in der Basis einer Kieme, und ein Paar derselben entspricht somit einem Abdominalsegmente. Innerhalb der Bindegewebsmassen, welche von dem Rücken nach dem Bauche ziehen, von den Leisten zu den Pyramiden gehen, liegen die Knorpelstücke, so daß für jedes Segment deren zwei vorhanden sind« (S. 238). Bei mikroskopischer Untersuchung beobachtet Gegenbaur in diesen Knorpelstücken ovale, rundliche oder polygonale, gruppenweise angeordnete Kapseln. Die Dicke der Kapselwände steht mit der Größe der Kapseln in gleichem Verhältnis. Die dickeren Wände sehen oft geschichtet aus. Stellenweise, in den inneren Knorpelpartien kann man zwischen den Kapseln drei-, vier- oder fünfeckige freie Räume nachweisen. »Nach außen hin, d. h. gegen die Bindegewebsbegrenzung, werden die Kapseln kleiner, enthalten weniger sekundäre Hohlräume, bis ganz an der Grenze die Schichtenbildung der Kapselwände erlischt, und nur noch eine homogene, höchstens feinkörnige Intercellularsubstanz auftritt, die kontinuierlich in die Grundsubstanz des Bindegewebes übergeht« (S. 239). Die chemische Untersuchung der Kapselsubstanz führt Gegenbaur zur Vermutung, »daß hier vielleicht ein chemischer Körper vorliegt, der sich in die ohnedies schon verwandte Reihe der Chitin- und Chondrinbildungen einfügt« (S. 240).

Die obenangeführte Beschreibung wird in ihren Hauptzügen auch von Ray Lankester (1884, S. 147—150) bestätigt. Dieser Autor behauptet jedoch, daß das von Gegenbaur entdeckte Gewebe mehr einem Pflanzenparenchym als einem Vertebratenknorpel ähnlich ist, da man hier keine hyaline, für den Vertebratenknorpel so charakteristische Interkapsularsubstanz findet. Daher bezeichnet Ray Lankester das Gewebe nicht als Knorpel, sondern als »cartilage-like capsuligenous connective tissue«. — Mehr Ähnlichkeit mit einem typischen Knorpel von Wirbeltieren findet Ray Lankester in einem anderen Gewebe von *Limulus*, namentlich in seinem Endosternit. Im letzteren unterscheidet man eine reichliche, teils homogene, teils fibrilläre Grundsubstanz, in welcher die Zellen eingebettet sind, die jedoch nicht in Haufen wie die Zellen des Vertebratenknorpels, sondern reihenweise liegen. In chemischer Hinsicht unterscheidet sich der Endosternit allerdings ganz scharf vom Knorpel, da seine Grundsubstanz nicht aus

Chondrin oder Collagen, sondern hauptsächlich aus Chitin und Mucin besteht. Eine dem Endosternit von *Limulus* ähnliche Struktur beobachtet Ray Lankester auch im Endosternit von *Scorpio, Mygale* und *Apus* (S. 133—140).

Die Tatsache, daß der Endosternit der Arachnoideen aus Zellen und aus einer Intercellularsubstanz besteht, wurde von mehreren Autoren beschrieben, welche jedoch keine Ähnlichkeit zwischen dem genannten Gewebe und dem Knorpel der Wirbeltiere konstatieren konnten. In seiner Arbeit über die Struktur und die Bedeutung der Endosternite der Spinnen bemerkt Schimkewitsch (1893), daß die Endosternitmasse, welche aus einer fibrillären Grundsubstanz und aus, zum Teil isolierten, zum Teil in Gruppen vereinigten Zellen aufgebaut wird, rein mesodermaler Herkunft ist, indem sie durch Umbildung eines transversalen, dem Schalenadductor der Crustaceen entsprechenden Muskels und einer oder einiger bindegewebigen Sehnen entsteht.

Eine weitgehende Analogie wird zwischen den beiden knorpelähnlichen Geweben von *Limulus* und dem Knorpel der Vertebraten in dem Buche Gaskells "The Origin of Vertebrates" (1908) durchzuführen versucht. Gaskell bemüht sich zu beweisen, daß die Wirbeltiere von Arthropoden, und zwar von den fossilen Palaeostraca stammen. Zu den letzteren kann aber auch *Limulus* gerechnet werden, und manche Züge der Organisation von *Limulus* sollen nach Gaskell mit der niederer Vertebraten vollkommen identisch sein. Eine solche Identität versucht er unter anderm auch in den Skeletten von *Limulus* und von *Ammocoetes* nachzuweisen. »In *Limulus*«, sagt er (S. 145): "the only living representative of the Palaeostraca, and in *Limulus* alone, we find a skeleton marvellously similar to the earliest vertebrate skeleton — that found in *Ammocoetes*". Dabei berücksichtigt Gaskell fast garnicht die Angaben früherer Forscher über das Vorkommen eines knorpeligen Skelettes bei Vertretern mancher andern Gruppen von Wirbellosen. "In the invertebrate kingdom", behauptet er: "true cartilage occurs but scantily. There is a cartilaginous covering of the brain of cephalopods. It is never found in crabs, lobsters, bees, wasps, centipedes, butterflies, or any of the great group of Arthropoda, except, to a slight extent, in some members of the scorpion group, and more fully in one single animal, the king-crab or *Limulus*" (S. 147). Bei letzterem unterscheidet Gaskell, genau ebenso wie beim *Ammocoetes*, zwei voneinander unabhängige Teile des Knorpelskelettes: einen prosomatischen Teil und einen mesosomatischen. Der mesosomatische besteht, wie es auch von Gegenbaur angegeben wurde, aus segmental angeordneten, in den Kiemenplatten liegenden Querstangen. Er soll, sowohl in seiner Struktur als auch seiner chemischen Zusammensetzung nach vollständig dem Kiemenknorpel von *Ammocoetes* entsprechen. Die beiden Knorpel enthalten eine nur geringe Menge von Grundsubstanz; sie gehören also zur Gruppe der sogenannten weichen, bzw. parenchymartigen Knorpel. Ihre Grundsubstanz färbt sich intensiv mit Thionin, zeigt also einen ausgesprochenen mucoiden Charakter. Das prosomatische Skelet von *Limulus* oder der Endosternit soll nach Gaskell dem subcranialen, aus dem harten Knorpel bestehenden Skelet von *Ammocoetes* (trabeculae + parachordalia) entsprechen. Der Endosternit ist allerdings nach Gaskell nur halb-knorpelig (»semi-cartilaginous«); es stellt eine breite Platte dar, welche vorwiegend aus collagenen Fasern zusammengesetzt wird, in welcher man aber außerdem Reihen und Nester von Knorpelzellen unterscheiden kann. Einen ähnlichen Bau des Endosternits konstatiert Gaskell auch bei einigen Arachnoideen.

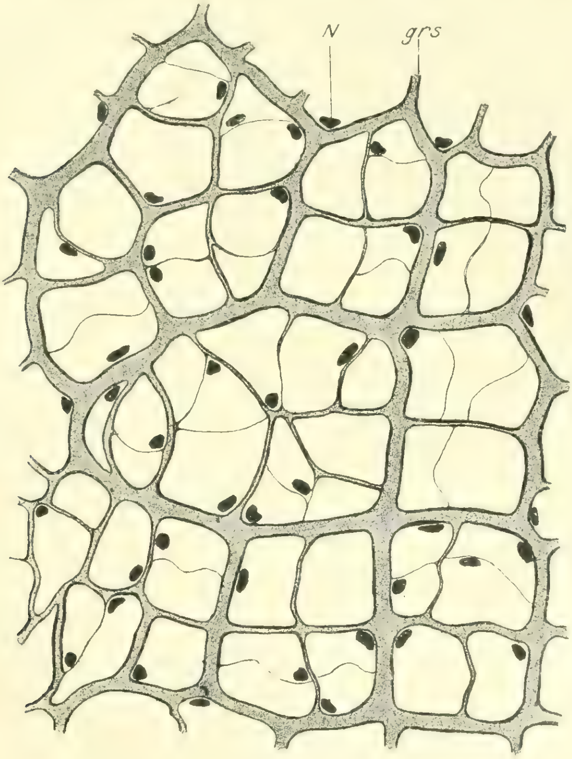
Eigne Untersuchungen.

Es war für mich von Interesse erstens den eigenartigen Bau des inneren Skelets von *Limulus* zu studieren und zu verfolgen, insofern derselbe dem des Vertebratenknorpels entspricht, und zweitens zu prüfen, ob ähnliche Skeletstrukturen auch bei andern Arthropoden vorkommen. Als Material für meine Untersuchung benutzte ich in Sublimat fixierte Scorpione und niedere Crustaceen, sowie ein junges Exemplar von *Limulus polyphemus* aus der Sammlung des Moskauer vergleichend-anatomischen Instituts. Obgleich dieser *Limulus* wahrscheinlich in Alkohol konserviert wurde, waren seine histologischen Elemente vollständig gut erhalten.

Auf den anatomischen Bau der beiden Hauptteile der Kiemenknorpel und des Endosternits von *Limulus* brauche ich hier nicht näher einzugehen, da der Bau von früheren Forschern genügend aufgeklärt wurde. Was die histologische Beschaffenheit betrifft, so finde ich im Gegensatz zur Angabe Gaskells, daß die beiden Skeletteile von *Limulus* zwei verschiedene Gewebsarten darstellen, welche sich voneinander sowohl ihrem Bau als auch ihrer Entwicklung nach viel mehr unterscheiden, als der subcraniale und der branchiale Knorpel von *Ammocoetes*.

Die mesosomatischen, segmental angeordneten, in die Basalregionen der Kiemen eintretenden Skeletstücke von *Limulus polyphemus* bestehen aus einem typischen Knorpelgewebe, welches eine große Ähnlichkeit mit den oben beschriebenen Knorpeln der Schnecken und Würmer zeigt. In der Architektur des *Limulus*-Knorpels kann ich allerdings sowohl auf Längs- (Textfig. 13) als auch auf Querschnitten (Fig. 20) keine solche Regelmäßigkeit feststellen, wie bei anderen wirbellosen Tieren. Die stärkeren Grundsubstanzscheidewände verlaufen im *Limulus*-Knorpel in verschiedenen Richtungen (Textfig. 13 *grs*) und bilden auf diese Weise ein Netz, in welchem man keine balken- oder säulenartigen Bildungen, d. h. keine trajectoriellen Strukturen unterscheiden kann. Von außen geht die Knorpelmasse in das Gewebe des Perichondriums (Fig. 20 *Prch*) allmählich über, so daß die Knorpelstücke auch mit den hohlen Cylindern der Kiemenknorpel der Chätopoden nicht verglichen werden können. Die Skeletstücke von *Limulus* bestehen also aus einem primitiv gebauten Knorpelgewebe, und jeder von ihnen stellt eine in allen bzw. mehreren Richtungen gleichmäßig feste und elastische Masse dar. Bemerkenswert in diesem Gewebe ist die gruppenweise Anordnung der Zellen. In den mittleren Regionen jedes

Schnittes kann man nämlich die Umrisse von drei Zellengenerationen ganz deutlich verfolgen (Textfig. 13). Die Räume der früheren Großmutterzellen sind von dickeren Grundsubstanzlagen umgeben und durch feinere Zwischenwände in zwei, vier bzw. mehrere Mutterzellräume geteilt. In den letzteren bilden sich oft noch ganz feine Scheidewände, welche die benachbarten Tochterzellen voneinander trennen. Die dickeren Scheidewände verlaufen gewöhnlich in gerader Richtung, die feineren sind mehr oder weniger gebogen. An der Peripherie des Knorpelstücks, wo ein appositionelles Wachstum durch die Bildung neuer Knorpelzellen aus dem umgebenden Perichondrium geschieht, wo also die Knorpelmasse nur aus jungen Zellen besteht, findet man dementsprechend auch keine Gruppenbildung.



Textfig. 13.

Längsschnitt durch den Kiemenknorpel von *Limulus polyphemus*. Vergr. 320. *grs*, Grundsubstanz; *N*, Zellkern.

An der Oberfläche des Knorpels kann man nicht selten beobachten, wie mehr oder weniger umfangreiche Partien der Bindegewebsgrundsubstanz zwischen den neu sich bildenden Knorpelzellen eingeschlossen werden (Fig. 20 oben links). Diese Partien erleiden eine allmähliche chemische Umwandlung, indem ihre collagene oder collagenartige, mit Fuchsin rot sich färbende Masse chondromucoidhaltig wird und nach Hansens Methode sich grün bis blaugrün färbt. Gleichzeitig mit dieser chemischen Umwandlung verliert die Grundsubstanz des Bindegewebes auch ihre charakteristische fibrilläre Struktur; sie sieht jetzt entweder homogen oder körnig, bzw. wabig aus. In den centralen Knorpelregionen sind solch größere Grundsubstanzmassen zwischen den Knorpelzellen äußerst selten. Infolge einer intensiven Vermehrung der Knorpelzellen und des dadurch auf die Grundsubstanz ausgeübten Drucks bekommen nämlich die sämtlichen Scheidewände, welche die größeren Zellgruppen voneinander trennen, eine fast gleiche Dicke (Textfig. 13).

Der Bau der Knorpelzellen (Fig. 20, 21) entspricht demjenigen der meisten andern Wirbellosen. Das Protoplasma ist nur in Form spärlicher Stränge vorhanden, zwischen welchen umfangreiche Vacuolen liegen. In jeder Zelle findet man im Protoplasma eingeschlossene Kügelchen (*b*). Die Zellen sind einkernig, wobei die Kerne stets in der Nähe der Scheidewände (Textfig. 13 *N*), oft in den Ecken zwischen zwei Scheidewänden liegen.

Die Knorpelgrundsubstanz zeigt große Ähnlichkeit mit der der Gastropoden, Anneliden und Cyclostomen. Bei stärkeren Vergrößerungen (Fig. 21) kann man in den dickeren Knorpelscheidewänden feine, homogene Kapseln (*Kk*) und eine mittlere Grundsubstanzlage unterscheiden. Die Kapseln färben sich mit Mallory, ebenso wie die mittlere Grundsubstanzlage, blau, jedoch nicht so intensiv wie die letztere. Die mittlere Grundsubstanzlage erscheint in den Zwickeln unregelmäßig wabig (*Grsw*), in den Scheidewänden fibrillär (*Grsf*). Die jüngeren Scheidewände bestehen aus einer einzigen homogenen Lage, welche in die Kapseln der dickeren Wände kontinuierlich übergeht (Fig. 21). Die oben angeführten Beobachtungen sprechen ganz entschieden dafür, daß das Kiemenskelet von *Limulus* ein echtes Knorpelgewebe ist.

Einen andern Eindruck erhält man beim Studium des sogenannten prosomatischen Skelettes, des Endosternites. Der Vergleich der Fig. 20 und 22 zeigt den Unterschied beider Skeletgewebe mit genügender Deutlichkeit. Der Endosternit der Arthropoden stellt, wie es Schimkewitsch (1893) und andre Autoren ganz richtig nachwiesen, eine Art Sehne dar, welche an der Kreuzungsstelle mehrerer Muskeln gebildet wird und ihren bindegewebigen Charakter stets behält. Die Grundsubstanz des Endosternits von *Limulus* (Fig. 22 *Grs*) ist ebenfalls rein bindegewebig, indem sie nach Hansens Methode in ihrer ganzen Ausdehnung intensiv rot gefärbt wird, d. h. die typische Färbungsreaktion auf Collagen zeigt. Die Hauptmasse der Grundsubstanz besteht aus Fibrillen (*Grsf*), welche gewöhnlich einander parallel (in der Richtung der Zugkräfte) verlaufen und ganz allmählich in die vom Endosternit entspringenden Muskelfasern (*M*) übergehen. Neben dieser fibrillären Grundsubstanz findet man im Endosternit stellenweise Flecke einer ebenfalls rot gefärbten Grundsubstanz, in welcher jedoch sogar bei den stärksten Vergrößerungen keine Spur von Fibrillen nachzuweisen ist. Diese Flecke erscheinen entweder homogen (Fig. 23 *Grs*), oder zeigen eine ziemlich deutliche Wabenstruktur (Fig. 23 *Grsw*), welche ich am besten mit der Struktur des ebenfalls aus einem collagenartigen Stoff gebauten Perichondrium der Würmerkiemen (Fig. 13—15 *Prch*) vergleichen möchte.

Die Zellen des Endosternits sind ebenso wie seine Grundsubstanz verschieden. Diejenigen Zellen, welche in der fibrillären Grundsubstanz liegen, sind typische Bindegewebszellen. Die meisten von ihnen erscheinen spindelförmig und nur mit einer geringen Menge Protoplasma versehen, welches von der umgebenden Grundsubstanz nicht scharf abgegrenzt wird. An den Stellen des Endosternits dagegen, wo die Grundsubstanz homogen oder wabig wird (Fig. 23), sind die Zellen rundlich-polygonal, durch Ausläufer (*Za*) miteinander verbunden und oft nach Art der Knorpelzellen zu Gruppen vereinigt. — Die meisten Zellen sind einkernig; es gibt aber auch solche, die zwei bis mehrere Kerne enthalten. Eine weitere Ähnlichkeit mit Knorpelzellen besteht darin, daß die rundlichen Endosternitzellen von einer Lage dichterer Grundsubstanz, von einer Art Kapsel (*Zk*) umgeben werden. Im Gegensatz zu den echten Knorpelkapseln, welche stets chondromucoidhaltig sind, zeigen die kapselartigen Zellhüllen im Endosternit von *Limulus* eine ausgesprochene Färbungsreaktion auf Collagen. Das Protoplasma der rundlichen Endosternitzellen (Fig. 23 *P*) füllt den Zellraum als eine kompakte Masse aus und enthält keine Flüssigkeitsvacuolen. Im Protoplasma der meisten Zellen liegen dieselben Körnchen (Fig. 23 *b*), welche man auch in vielen Knorpelzellen beobachtet und welche darauf hindeuten, daß die Grundsubstanz als Ausscheidungsprodukt der Zellen gebildet wird.

Ich betrachte also das Endosternitgewebe von *Limulus* als ein Bindegewebe, welches stellenweise eine morphologische Modifikation erfährt, indem seine Zellen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Knorpelzellen der Cephalopoden erlangen. Ich halte daher die Behauptung Gaskells, daß das Endosternitgewebe von *Limulus* mit dem Kopfknorpel von *Ammocoetes* übereinstimmen soll, für ganz unbegründet. Die beiden Gewebsarten sehen sich nur auf den schematischen Abbildungen Gaskells einander ähnlich, in Wirklichkeit sind sie sowohl morphologisch als chemisch total verschieden.

Was die Homologisierung des Kiemenknorpels von *Limulus* mit dem des *Ammocoetes* betrifft, so könnte Gaskell den letzteren ebenso gut auch mit dem oben beschriebenen Kiemenknorpel der Anneliden vergleichen, welchen er jedoch gar nicht erwähnt. Ich denke überhaupt, daß das Vorhandensein von Knorpel für phylogenetische Untersuchungen kaum verwertet werden kann, da die Knorpelbildung eine rein physiologische Erscheinung darstellt, welche bei systematisch weit voneinander entfernten Tierformen auftritt, stets jedoch in denjenigen Körperregionen, wo eine spezifische Beanspruchung auf Druck- oder Biegungsfestigkeit existiert.

Da meine Befunde in bezug auf die morphologische Bedeutung des Endosternits von *Limulus* mit den Angaben Gaskells nicht übereinstimmen, hielt ich für notwendig diese Befunde durch das Studium der Endosternite einiger andrer Arthropoden zu kontrollieren. Dabei wurde die Richtigkeit meiner Auffassung, wie es aus nachfolgenden Zeilen ersichtlich ist, durchaus bestätigt.

In erster Linie habe ich den Endosternit von *Euscorpius europaeus* untersucht. Seine Hauptmasse (Fig. 24 *End*) liegt über dem Bauchmark (*Bm*) und zeigt in ihrem Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit demselben Organ von *Limulus*. Seine Grundsubstanz besteht allerdings ausschließlich aus Fibrillen, welche zum Teil einander parallel verlaufen, zum Teil sich miteinander kreuzen (Fig. 25 *Grsf*). Die zahlreichen, in diese Grundsubstanz eingeschlossenen Zellen verleihen dem Gewebe einen ausgesprochen bindegewebigen Charakter. Sie sind klein, spindelförmig, miteinander durch Ausläufer verbunden und besitzen eine geringe Protoplasmamenge (Fig. 25 *P*) nebst einem ovalen bis stäbchenförmigen Kern (*N*) und entbehren jeder Spur von Kapselbildung.

Ein etwas abweichender und sehr bemerkenswerter Bau findet sich im Endosternit der Ostracoden. Sowohl bei diesen, als auch bei andern der untersuchten Crustaceen und Arachnoideen ist der Endosternit das einzige collagenhaltige Gewebe, welches auf den mit Hansens Methode behandelten Schnitten intensiv rot erscheint, im Gegensatz zu den gelb, grün oder bläulich gefärbten übrigen Körperteilen. Bei der etwas näher studierten *Cypris pubera* besteht der Endosternit (Fig. 26 *End*), ebenso wie bei vielen andern Arthropoden, aus einer Medianplatte, von welcher mehrere, zur Anheftung der Muskulatur dienende Fortsätze entspringen. Letztere bestehen aus parallel verlaufenden Fibrillen und enthalten keine Zellen. In der Medianplatte unterscheidet man dagegen Grundsubstanz und Zellen. Die Hauptmasse der ersteren erscheint sogar bei den stärksten Vergrößerungen homogen (Fig. 27 *Grs*); nur stellenweise kann man in ihr feine, untereinander sich kreuzende Fibrillen erkennen (Fig. 27 *Grsf*). Die Zellen der Medianplatte sind rundlich polygonal; sie besitzen gewöhnlich keine Ausläufer, vereinigen sich oft zu Gruppen und zeigen auch in ihrem inneren Bau weitgehende Analogien mit Knorpelzellen. Ihr Protoplasma (Fig. 27 *P*) enthält mehr oder weniger ansehnliche Vacuolen (*V*) und Kügelchen oder Körnchen (*b*), deren Färbungsvermögen das der Nucleolen ist. Diese Kügelchen sind wohl dieselben Chromidialbildungen, welche ich im Subradularknorpel der Gastropoden näher untersucht habe (1909b) und welche überhaupt in den Zellen, welche intensiv Grundsubstanz ausscheiden, nicht selten vorkommen. Die auf Fig. 27 naturgetreu abgebildete, aus zwei Zellen des Endosternits von *Cypris pubera* bestehende Gruppe bietet viel mehr Ähnlichkeit mit typischem Knorpelgewebe dar als die oben beschriebenen rundlichen Zellen des Endosternits von *Limulus*. Ich halte es jedoch für sicher, daß das Endosternitgewebe der Ostracoden ebenfalls nur eine modifizierte bindegewebige Sehne ist. Der prinzipielle Unterschied zwischen einer solchen Sehne und dem typischen Knorpel kann wohl darin gefunden werden, daß die Sehne von vornherein als eine collagene Masse angelegt wird, die Knorpelgrundsubstanz dagegen in ihrem embryonalen Zustande stets chondromucoidhaltig ist; erst im späteren Alter können im Knorpel collagene Fibrillen gebildet werden, welche jedoch nie die ganze Chondromucoidsubstanz ersetzen. Im Endosternit hingegen findet man von letzterer keine Spur.

Schließlich widmete ich meine Aufmerksamkeit auch dem Endosternit von *Nebalia*, dieser unzweifelhaft recht primitiven Crustaceenform. Der Endosternit von *Nebalia Geoffroyi* (Fig. 28 *End*), besteht ebenso wie die von mir schon früher untersuchten Endosternite andrer primitiv organisierter Crustaceen (*Limnadia*, *Branchipus*) aus typischem Bindegewebe, d. h. aus dicht aneinander gepreßten, parallelen collagenhaltigen Fibrillen, zwischen welchen nur wenige, von kaum bemerkbaren Protoplasmalagen umgebene Zellkerne zu finden sind.

VI. Das knorpelähnliche Gewebe der Coelenteraten.

Als ich meine vorliegende Untersuchung anfing, stand ich vor der Aufgabe, das von mehreren früheren Autoren (GEGENBAUR, KÖLLIKER, HAECKEL u. a.) beschriebene Knorpelgewebe bei Hydroidpolypen und einigen Medusen einer nochmaligen Prüfung mit Anwendung der neuesten technischen Hilfsmittel zu unterwerfen. Indessen ist vor kurzem der dritte Teil von SCHAFFERS Arbeit: »Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz« erschienen (1911). Die Arbeit enthält sowohl eine ausführliche geschichtliche Literaturübersicht als auch die Resultate der eignen Untersuchungen SCHAFFERS über den sogenannten Coelenteratenknorpel. Sowohl in den basalen Polstern der Tentakel von *Tubularia* als auch in den Tentakeln und den elastischen Reifen des Schirmrandes von *Carmarina hastata* findet SCHAFFER große, blasige, voneinander nur durch eine äußerst feine Membran getrennte Zellen. Nirgends ist eine stärker entwickelte Intercellularsubstanz vorhanden. Der blasige Charakter der Zellen verleiht allerdings dem Gewebe einen hohen Grad von Elastizität, so daß es als Skeletgewebe funktionieren kann. Es muß indessen nur als »chordoides Stützgewebe« und keinesfalls als Knorpel bezeichnet werden (1910, S. 79).

Dieser Angabe SCHAFFERS kann ich durchaus beistimmen und glaube, daß der von KÖLLIKER eingeführte Name »Knorpel ohne Grundsubstanz« weder bei Coelenteraten noch bei andern Wirbellosen angewendet werden darf. Wir sahen doch schon oben, daß in sämtlichen Knorpeln bei Mollusken, Würmern und *Limulus* eine mehr oder weniger reichliche Grundsubstanz vorhanden ist. Denselben Gedanken spricht auch Schaffer (1910, S. 2) in bezug auf die Vertebraten aus, indem er behauptet, daß ein Teil der »Knorpel ohne Grundsubstanz« . . . »dem Knorpelgewebe überhaupt nicht zugerechnet werden kann, während der andre Teil, ebenso wie die Knorpel der Petromyzonten und Myxinoiden, echte Grundsubstanzgewebe darstellt, welche nur durch die Spärlichkeit ihrer Grund- oder Intercellularsubstanz ausgezeichnet sind.«

In SCHAFFERS Arbeit wird jedoch HAECKELS Angabe über den »Faserknorpel« von Medusen nicht berücksichtigt. Diesem Gewebe schreibt HAECKEL (1881) eine bedeutende Verbreitung zu. »Sehr verschieden«, behauptet er, »ist die Konsistenz des Gallertgewebes, welches einerseits in äußerst weiches und wasserreiches Schleimgewebe übergeht (z. B. Umbrella der *Aurelia*), anderseits in sehr festen und harten Faserknorpel (z. B. Cathamnien der Peromedusen). Besonders in der Nähe der Cathammalplatten, dieser festen Verwachsungsstreifen, nimmt das Gallertgewebe vieler Acraspeden eine Beschaffenheit an, welche sowohl in Bezug auf histologische Struktur, wie auf physikalische Qualität dem echten »Faserknorpel« der Wirbeltiere zum Verwechseln ähnlich ist. In diesem Falle wird die außerordentliche Festigkeit des zellenreichen Gewebes vorzugsweise durch Verdichtung und durch faserige Differenzierung der Intercellularsubstanz gebildet, während gewöhnlich die weichere oder festere Beschaffenheit des Gallertgewebes von der qualitativen und quantitativen Entwicklung der elastischen Fasern in demselben abzuhängen scheint« (1881, S. 146). Der Faserknorpel tritt nach HAECKEL am deutlichsten bei *Periphema regina* hervor, er ist aber auch bei *Periphylla mirabilis* ganz gut zu beobachten (1881, S. 68). Aus den Abbildungen HAECKELS (Taf. XXV, Fig. 8 u. 9) ist ersichtlich, daß der Knorpel aus blasigen, voneinander durch ziemlich dicke, faserige Grundsubstanzscheidewände getrennten Zellen besteht.

Für meine Untersuchungen, deren Zweck nur darin bestand, die Richtigkeit der Angaben HAECKELS nachzuprüfen, benutzte ich einige junge Exemplare von *Periphylla* sp. Das von HAECKEL beschriebene harte Gewebe war bei diesen Exemplaren noch nicht vollständig entwickelt, was jedoch für die Beurteilung der morphologischen Bedeutung des Gewebes gerade günstig erscheint. Hier und da trifft man in demselben (Fig. 29) rundliche bis ovale, von einer faserigen, collagenhaltigen Grundsubstanz (*Grsf*) umgebene Räume, in welchen ein bis mehrere Zellkerne (*N*) und eine gewisse Menge Protoplasma (*P*) eingeschlossen sind. Letzteres bildet gewöhnlich eine Hülle um den Kern, sowie eine Anzahl Stränge, die ähnlich dem Protoplasma der Knorpelzellen von der Hülle nach allen Richtungen entspringen und den von der faserigen Grundsubstanz begrenzten Raum durchsetzen. Die geschilderten Räume wurden von HAECKEL als Knorpelzellen aufgefaßt. Wenn man aber die Anordnung der faserigen Grundsubstanz genauer verfolgt (Fig. 29, 30 *Grsf*), so wird es klar, daß es sich hier nicht um Knorpelgewebe handelt. Die faserige Substanz bildet sich nämlich durch die Vereinigung der feinsten im Schleimgewebe (*Grs*) der Medusenglocke verteilten Fibrillen (*f*). Sowohl die letzteren, als auch die faserige Substanz färben sich nach der Anwendung der HANSENschen Methode rot, welcher Umstand auf ihren collagenen Charakter hindeutet. An einigen Stellen der Medusenglocke (besonders in der Nähe der Cathammalplatten) entstehen aus den Fibrillen dickere Stränge, welche durch verschiedenartige Anastomosen untereinander verbunden sind, und so ein Netz bilden mit polygonalen, runden oder ovalen Maschen. Solche Maschen bieten oft eine, allerdings nur äußerliche Ähnlichkeit mit Knorpelzellen dar; in Wirklichkeit aber bestehen sie, wie gesagt, aus Strängen und nicht aus Platten, so daß die ganze Gewebsmasse ein schwammartiges Gerüst und kein Alveolenwerk darstellt. Im Innern der Maschen findet man das gewöhnliche Schleimgewebe (*Grs*), welches aus einer schwach färbbaren, homogenen Intercellularsubstanz besteht, in die zum Teil verzweigte und durch Ausläufer verbundene (Fig. 29), zum Teil aber abgerundete, unverzweigte Zellen (Fig. 30) eingeschlossen sind.

Meine Untersuchung bestätigt also die Angabe SCHAFFERS und zeigt, daß ein »Medusenknorpel« im Sinne HAECKELS nicht existiert. Das von mir beobachtete Skeletgewebe des Medusenschirms erscheint sowohl seiner chemischen Zusammensetzung, als auch seinem morphologischen Bau nach dem oben geschilderten typischen Bindegewebe des Endosternits der Arthropoden durchaus ähnlich.

VII. Vergleichende Bemerkungen.

1. Über die Klassifikation des Knorpelgewebes der Wirbellosen.

Das Knorpelgewebe tritt sowohl bei Wirbeltieren als auch bei Wirbellosen in überaus verschiedenen Modifikationen auf, so daß eine strenge Definition des Begriffes »Knorpel« recht schwierig ist. Sogar für die von mir beschriebenen Knorpel der Wirbellosen hat man keine morphologischen Merkmale feststellen können, welche für alle charakteristisch wären. In einigen dieser Knorpel trifft man nämlich verzweigte, miteinander in Verbindung stehende Zellen (Cephalopoden), in andern sind die Zellen abgerundet und unverzweigt (Gastropoden, Anneliden, *Limulus*). Die erstere Art von Knorpelzellen ist dicht protoplasmatisch, während die Zellen der zweiten Art von großen, den Hauptteil des Zellkörpers erfüllenden Flüssigkeitsvacuolen durchsetzt sind. Ähnliche Unterschiede zeigt auch die Grundsubstanz. Bei den Cephalopoden ist sie eine einheitliche Masse, in welcher man entweder gar keine, oder nur sehr schwach entwickelte Knorpelkapseln unterscheidet; bei andern Wirbellosen dagegen ist sie in deutliche Knorpelkapseln und eine mittlere Grundsubstanzlage differenziert. Die feinere Struktur der Intercellularsubstanz kann sowohl wabig als auch faserig sein. In bezug auf das Knorpelwachstum bestehen ebenfalls Verschiedenheiten. In den meisten Knorpeln geschieht es sowohl durch Intussusception als auch durch Apposition. Für den Kiemenknorpel einiger Anneliden erscheint der letztgenannte Prozeß jedoch vollständig ausgeschlossen, da das von der Epidermis ausgeschiedene Perichondrium dieses Knorpels keine Zellen enthält. Alle angeführten Merkmale können also nicht als Unterscheidungsmerkmale des Knorpels von den übrigen Bindesubstanzen, sondern nur zur Klassifikation der Knorpelgewebe benutzt werden. Das einzige sichere Unterscheidungsmerkmal des Knorpelgewebes bildet, meiner Ansicht nach, die chemische Beschaffenheit der Knorpelgrundsubstanz. Jeder typische Knorpel nämlich, sei es nach SCHAFFERS Terminologie der weiche oder der harte Hyalinknorpel, sei es der faserige oder elastische Knorpel, oder schließlich der Knorpel von Wirbellosen, enthält eine größere oder kleinere Menge Chondromucoide, welche zwar nicht alle chemisch identisch, stets aber von collagenhaltigen Stoffen durch ihre Färbungsreaktionen leicht zu unterscheiden sind. Am häufigsten wird der Knorpel mit Bindegewebe und mit jungem, noch unverkalktem Knochen verwechselt; von diesen beiden Geweben kann er wohl nur durch die Anwesenheit der Chondromucoide unterschieden werden.

Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, muß man die oben beschriebenen, knorpelartigen Skeletgewebe der Wirbellosen in zwei Hauptgruppen zerlegen: 1) echte Knorpel, welche man bei Mollusken, Anneliden und im Kiemenskelet von *Limulus* findet, und 2) knorpelähnliches Bindegewebe des Endosternits des *Limulus* und der Ostracoden. Im letzteren Gewebe trifft man einige morphologische Merkmale des Knorpels, wie z. B. die abgerundete Form und die Vacuolen der Ostracodenzellen, die gruppenweise Anordnung der Zellen, sowie kapselartig verdichtete Grundsubstanzlagen um die Zellen im Endosternit von *Limulus*. In den beiden genannten Gewebsarten ist jedoch keine Spur von Chondromucoiden nachzuweisen; sogar die kapselartigen Zellmembranen (Fig. 23 *Zk*) bestehen ausschließlich aus collagenhaltiger Substanz.

Was die echten Knorpel von Wirbellosen betrifft, so zerfallen sie in zwei Gruppen. Zur ersten gehören der Cephalopodenknorpel und die peripheren Partien einiger Subradularknorpel der Gastropoden mit verzweigten Zellen und reichlicher Grundsubstanz; zur zweiten Gruppe rechne ich den parenchymartigen Knorpel der Gastropoden, Anneliden und Poecilopoden. Diese beiden Knorpelarten entsprechen ihrem Bau nach den jüngeren oder embryonalen Vertebratenknorpeln. Letztere werden gewöhnlich in Form von Parenchymknorpeln angelegt und bei den primitivsten Wirbeltieren — den Cyclostomen, verharren sie, ebenso wie bei manchen Wirbellosen, lebenslang auf diesem Entwicklungsstadium. Der Knorpel der Cephalopoden, sowie die äußeren Lagen des Vorderknorpels von *Patella* (Fig. 5) und *Haliotis* (Fig. 9), weichen allerdings von diesem embryonalen Typus ab, aber auch in ihrem Bau sind Merkmale des jugendlichen Zustandes vorhanden, besonders die Zellverbindungen, welche bei den Wirbeltieren, wie ich früher (1908, S. 250, Textfig. 5) zeigte, in den peripheren, durch Apposition der Perichondralzellen neu gebildeten, also jugendlichen Knorpelpartien recht oft vorkommen, dagegen im älteren Knorpel gewöhnlich verschwinden.

Die parenchymartigen Knorpel der Gastropoden, Anneliden und Poeciloроden gleichen sich sehr. Die Zellen sind überall mit großen Vacuolen versehen; die Grundsubstanz besteht aus deutlichen Kapseln und einer mittleren Lage. Die drei genannten Knorpelformen sind nur durch die Besonderheiten ihrer Architektur zu charakterisieren. Der hauptsächlich druckfeste Subradularknorpel der Gastropoden zeichnet sich durch das Vorhandensein der balken- oder säulenartigen Grundsubstanzplatten aus. Die biegungsfesten Knorpelachsen der Annelidenkiemen werden von dickeren, cylinderförmigen Grundsubstanzlagen oder festen Perichondrien umgeben. Im Kiemenknorpel von *Limulus* konnte ich nur eine netzartige Anordnung der dickeren Grundsubstanzplatten nachweisen.

2. Über den Bau der Knorpelgrundsubstanz.

Auf Grund meiner oben angeführten Beobachtungen, ebenso wie der von mir früher (1908) veröffentlichten Angaben über den Knorpel der Vertebraten möchte ich einige Fragen bezüglich der gröberen und feineren Struktur der Knorpelgrundsubstanz zu beantworten versuchen.

In neuerer Zeit wird öfters behauptet, daß die Knorpelgrundsubstanz eine Art Ectoplasma der Knorpelzelle darstelle. So gibt STUDNICKA (1903, S. 336) folgende Schilderung des Bildungsprozesses des Knorpels aus jungem Bindegewebe: »Die ziemlich weit voneinander liegenden und durch verhältnismäßig dünne Brücken untereinander verbundenen Zellen vergrößern sich am Anfange des Prozesses; das feine intercelluläre Netz . . . wird dabei immer dichter, und es fließen dabei dessen einzelne Fädchen untereinander, sowie mit den Körpern der einzelnen Zellen sozusagen zusammen. Die Lücken zwischen den Zellen verschwinden gleichzeitig, so daß dadurch eigentlich eine Art von Syncytium zustande kommen muß, das die erste Anlage des Knorpelgewebes vorstellt. Die im jungen Bindegewebe sich befindenden feinen Faserungen werden in dem erwähnten Syncytium eingeschlossen und liegen, da sie sich unterdessen noch vermehrt haben, sehr dicht aneinander und bedingen die eigentümliche Struktur der Grundsubstanz des jungen Knorpels, die man sich nicht so ohne weiteres als durch Fixation hervorgerufen vorstellen kann. Nun ist dieses Syncytium doch nicht vollkommen einheitlich. Gleichzeitig als die Zellen miteinander zu verschmelzen anfangen, differenzieren sich die dem Kern nächsten Partien als ein Endoplasma schärfer vom übrigen Protoplasma; diese Partien sind es eben, die uns die eigentlichen künftigen Knorpelzellen vorstellen; solche haben demnach nur den Wert von Endoplasmazellen. Alles übrige, was wir jetzt zwischen den Zellen als Grundsubstanz des Gewebes sehen können, die ganze, die feinen Faserungen enthaltende Masse hat die Bedeutung eines Exoplasma.«

Eine ähnliche Auffassung vertritt auch HANSEN (1905, S. 747—751), indem er behauptet, »daß wir dasjenige des Knorpels, was wir gewöhnlich 'Knorpelzellen' nennen, als ein Endoplasma zu betrachten haben, während die Grundsubstanz der echten hyalinen Knorpel eventuell als ein gemeinschaftliches und mit Bezug auf das Endoplasma mehr oder weniger selbständiges Ectoplasma aufzufassen ist«. HANSEN meint überhaupt, daß »eine prinzipielle, theoretische, scharfe Sonderung der Bindegewebsgruppen in Zellen und Grundsubstanz« sich nur auf künstliche Weise aufstellen läßt, und weiter daß »die sogenannten Grundsubstanzen als lebend zu betrachten sind, ebensowohl als die Zellen, d. h. daß sie innerhalb gewisser Grenzen von den Zellen, dem Endoplasma, unabhängig eine 'formative' Tätigkeit entfalten können«.

Die Resultate meiner Untersuchungen sowohl über den Bau des erwachsenen Knorpels der Wirbeltiere und Wirbellosen, als auch über die Histogenese des Vertebratenknorpels, können mit den Angaben der beiden genannten Forscher nicht in Übereinstimmung gebracht werden. Die erste Bildung des Knorpels erfolgt bei den von mir studierten Reptilien und Amphibien in der Weise, daß die Bindegewebszellen sich sehr dicht aneinanderlegen, wobei aber ihre Grenzen nach geeigneten Färbungen ganz deutlich hervortreten. Diese Grenzen werden immer deutlicher dadurch, daß sich zwischen den Zellen die Grundsubstanz als ein ununterbrochenes Alveolenwerk bildet, welches durch sein Färbungsvermögen vom Protoplasma der Knorpelzellen sehr scharf unterschieden ist (s. meine Textfig. 3, S. 236, 1908).

Die Entwicklung der Knorpelgrundsubstanz geschieht aber nicht nur in embryonalen, sondern auch in späteren Entwicklungsstadien, oft auch bei erwachsenen Tieren als eine Folge der Zellteilung. Ich habe jedoch nie beobachtet, daß zwei Tochterzellen, sowohl nach einer mitotischen als amitotischen Teilung zusammenschmelzen, um nachher in ihrer Mitte eine Grundsubstanzmasse zu bilden — d. h. Ectoplasma im Sinne STUDNIČKAS und HANSENS. Stets, sowohl bei Wirbeltieren als auch bei Wirbellosen, erfolgt nach einer Kernteilung eine Zellkörperteilung (im Falle einer Amitose können die beiden Prozesse sogar gleichzeitig verlaufen), wobei zwischen den Tochterzellen zuerst eine plasmatische Scheidewand sich bildet, welche nachher allmählich durch eine knorpelige, chondromucoide Platte ersetzt wird. In einigen Fällen konnte ich nachweisen, daß die Zellkerne regelmäßig in der nächsten Nähe der sich neu bildenden Knorpelscheidewände liegen, welche also augenscheinlich unter ihrem direkten Einfluß entstehen; in andern Fällen beobachtete ich in den Zellen der wachsenden Knorpelregionen das Heraustreten von Chromidien in das Protoplasma, wo sie sicherlich die Entwicklung der chondromucoiden Substanz beeinflussen. Die Grenze zwischen der Grundsubstanz und dem Protoplasma der Knorpelzellen ist überall ganz deutlich zu sehen, wenn nur die Zelle durch ihre Mitte (d. h. nicht tangential) geschnitten wird. Alle angeführten Umstände sprechen ganz entschieden dafür, daß die Knorpelgrundsubstanz ein Ausscheidungsprodukt der Zellen darstellt.

Die chondromucoide Substanz kann sowohl im embryonalen als auch im erwachsenen Knorpel ihre chemische Zusammensetzung verändern und sich in eine collagene Substanz umbilden. Eine solche Umwandlung ist jedoch kein selbständiger Prozeß; sie ist eine Folge der Tätigkeit der Knorpelzellen, welche wohl imstande sind, einige Stoffe in die umgebende Grundsubstanz auszuscheiden, andre dagegen aus derselben auf osmotischem Wege zu entfernen. Zum Beweis der Existenz eines selbständigen Stoffwechsels und eines selbständigen Wachstums der Knorpelgrundsubstanz können, meiner Ansicht nach, keine sichere Tatsachen angeführt werden.

Gegen die Auffassung der beiden oben genannten Autoren spricht außerdem noch das Vorkommen von Zellausläufern in einigen Knorpeln. Wozu würden solche Ausläufer dienen, wenn die benachbarten Zellen schon ohnedies durch eine lebendige Ectoplasmamasse miteinander verbunden sind? Anderseits aber widerspricht das Fehlen der Zellverbindungen in der Mehrzahl der Knorpel der Auffassung der Grundsubstanz als eines Ausscheidungsproduktes gar nicht. Die gelösten Stoffe können nämlich durch eine solche Grundsubstanz, zwar nicht so leicht wie durch die Zellenausläufer, jedoch ebenso gut wie durch jede Membran diffundieren.

Was die andern Bindesubstanzen (Bindegewebe, Knochen) angeht, so kann ich für dieselben eine entsprechende Annahme von Ento- und Ectoplasma ebenso wenig als für den Knorpel anerkennen, aus dem Grunde hauptsächlich, daß in diesen Substanzen überall gut entwickelte Zellverbindungen existieren.

Schließlich möchte ich noch auf die Ähnlichkeit zwischen der Grundsubstanz und den cuticularen Bildungen hinweisen. »Es ist unmöglich,« behauptet GROBBEN (1911, S. 7), »eine scharfe Grenze zwischen den Produkten der Hypodermiszellen und des mesodermalen Bindegewebes festzustellen, wie bereits BRAUN für den Flußkrebs hervorgehoben hat und wie auch meine eignen Untersuchungen bei *Argulus* lehren.« Es wäre aber, meiner Ansicht nach, unmöglich, den Chitinpanzer als eine lebendige Masse, als einen Komplex von ectoplasmatischen Zellregionen aufzufassen.

Die von mir, ebenso wie von einigen andern Autoren, vertretene Ansicht, daß die Knorpelgrundsubstanz, ähnlich den Cuticular- und Chitinsubstanzen, als Produkt der Zellensecretion entsteht, erlaubt es, die sich widersprechenden Angaben über das Vorhandensein der sogenannten Zellterritorien im Knorpel zu versöhnen. Im Gegensatz zu den Angaben mehrerer Autoren (z. B. SCHAFFER) behauptet HANSEN (1905, S. 700), daß »die alte Theorie von der Zusammensetzung der Grundsubstanz aus Zellenterritorien wie eine Mauer aus Backsteinen völlig unhaltbar« sei. — In meiner Arbeit über den Vertebratenknorpel (1908, S. 246) machte ich schon darauf aufmerksam, daß in einigen älteren Knorpeln die ursprünglichste, also von den Zellen zuerst ausgeschiedene Lage der Grundsubstanz »durch ihre hellere Beschaffenheit ausgezeichnet« bleibt, wodurch die Grenzen zwischen den Zellenterritorien zustande kommen. In andern Fällen unterscheidet sich die ursprünglichere Grundsubstanz von der später gebildeten gar nicht, weshalb hier auch keine Zellenterritorien nachzuweisen sind.

In den inneren Regionen des Cephalopodenknorpels beobachtet man oft (Textfig. 1*b*) Zellenterritorien, welche jedoch voneinander nicht durch feine Linien, wie es bei den Vertebraten gewöhnlich ist, sondern durch dickere Lagen schwach färbbarer Grundsubstanz abgegrenzt werden. Diese Lagen gehen in die dunklere Grundsubstanz der Territorien allmählich über. — Was die parenchymartigen Knorpel der Gastropoden, Anneliden und Poecilopoden betrifft, so kann man hier eventuell die Zellen nebst ihren Kapseln, welche die von den Zellen zuletzt ausgeschiedenen Grundsubstanzlagen darstellen, als Zellenterritorien, die mittleren Lagen der Grundsubstanz dagegen als Territoriengrenzen betrachten. Gegen eine solche Betrachtungsweise kann man jedoch einwenden, daß die innere Grundsubstanzlage oft eine im Vergleich mit den Knorpelkapseln große Dicke erreicht. In den dickeren Partien der Grundsubstanz des parenchymartigen Knorpels der Wirbellosen vermochte ich nirgends Linien nachzuweisen, welche als die Grenzen der Zellenterritorien gelten konnten.

In bezug auf die feinere Struktur der Knorpelgrundsubstanz habe ich schon früher (1908, S. 245—248) hervorgehoben, daß die Grundsubstanz eines jungen, in Kanadabalsam eingeschlossenen Vertebratenknorpels gewöhnlich ganz homogen erscheint und daß sie nur bei Untersuchung der fixierten, stark gefärbten Schnitte in schwächer lichtbrechenden Medien, am besten im Wasser, einen wabigen Bau zeigt. In der wabigen, chondromucoidhaltigen Grundsubstanz des älteren Knorpels konnte ich die Bildung von feinsten collagenen Fibrillen, welche sich in den Wabenwänden hervordifferenzieren, verfolgen. Der Knorpel der Wirbellosen zeigte (abgesehen von dem der Cephalopoden, wo ich nur ein undeutliches Bild der Wabenstruktur beobachtete) die beiden, von mir bei Vertebraten festgestellten Strukturelemente mit großer Deutlichkeit. In den meisten parenchymartigen Knorpeln kann man schon beim Studium der in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitte die Struktur der Grundsubstanz verfolgen, welche allerdings bei der Untersuchung im Wasser noch klarer hervortritt. In den jüngeren Partien der Grundsubstanz, ebenso wie in solchen, die keiner einseitigen Spannung und keinem besonders starken Druck unterworfen sind, tritt eine typische alveoläre Struktur hervor. In etwas älteren Knorpelregionen begegnet man sehr oft zwischen den Alveolenreihen feinsten Fibrillen, die jedoch dieselbe Färbungsreaktion geben, wie die übrige chondromucoidhaltige Grundsubstanzmasse, von welcher sie sich nur durch ihr etwas intensiveres Tinktionsvermögen unterscheiden. Die alten, stark ausgedehnten Knorpelscheidewände bestehen vorwiegend aus solchen Fibrillen, welche stellenweise ganz dicht und einander parallel verlaufen, so daß zwischen ihnen schon keine Alveolen mehr nachzuweisen sind.

Eine analoge Strukturumwandlung konstatierte ich auch beim Studium der Histogenese des Knochens (1909). Die Knochengrundsubstanz entwickelt sich als eine collagene Masse, deren wabige Struktur ohne große Schwierigkeiten zu beobachten ist, besonders an den Stellen (z. B. an den Epiphysen der Röhrenknochen), wo die Bindegewebsfasern an der Knochenbildung unbeteiligt sind. Später und wohl unter dem Einfluß einseitiger Spannungen, differenzieren sich zwischen den Alveolenreihen der Grundsubstanz collagene Fibrillen, welche jedoch in der Knochengrundsubstanz die Wabenstruktur nie vollkommen ersetzen.

Derselbe Prozeß der Bildung von collagenen Fibrillen in einer collagenen wabigen Masse wurde von mir auch im Perichondrium der Anneliden verfolgt.

Aus dem Gesagten folgt, daß die Waben und die Fibrillen nicht als einander ausschließende Strukturelemente angesehen werden dürfen. Die herrschende Rolle dieser oder jener Elemente hängt von den funktionellen Bedingungen ab, welchen die betreffende Grundsubstanz unterworfen ist.

Zum Schluß möchte ich bemerken, daß ich denselben Gedanken auch in bezug auf die Struktur des Protoplasmas für sehr wahrscheinlich halte, wie ich es schon vor einigen Jahren in einer meiner russischen Abhandlungen auseinandergesetzt habe. Ich behaupte nämlich, daß das Protoplasma, ebenso wie die Grundsubstanz, in seinem primitiven Zustande stets eine alveoläre Struktur besitzt, und daß es in sich erst sekundär fibrilläre Elemente entwickeln kann. Die Tatsache, daß das Protoplasma der am einfachsten organisierten Protisten (*Amoeba*, *Aethalium septicum*) einen alveolären Bau zeigt, welcher sogar an lebenden Objekten zuweilen ganz deutlich hervortritt, wird zurzeit kaum von jemandem ernstlich bezweifelt. Was die Metazoen betrifft, so kann hier eine Wabenstruktur im Plasma der Zellen ohne Schwierigkeit nachgewiesen werden, welche ihre ursprünglichere Organisation behalten, wie z. B. in den Epithel- oder Drüsenzellen. In hochdifferenzierten Zellen, wie z. B. Muskelzellen, kann dagegen diese Struktur kaum mit Sicherheit festgestellt werden. Ein in dieser Hinsicht lehrreiches Beispiel liefern auch die Nervenfasern. In den Nerven der Branchiopoden, einer der primitivsten Crustaceengruppe, konnte ich (1905, Fig. 3, 3*a*) eine typische Wabenstruktur beobachten. Bei den Ostracoden war ich imstande (1908b, Fig. 9, 10) die Anwesenheit von Neurofibrillen festzustellen, welche hier höchstwahrscheinlich ein Produkt der Differenzierung der Wabenwände sind, etwa ebenso wie wir es in der Knorpelgrundsubstanz beobachtet haben. In den Nervenfasern der höher organisierten Formen, der Vertebraten, dominiert schließlich der fibrilläre Bau, so daß hier eine Wabenstruktur nicht mehr nachweisbar ist.

Man kann also annehmen, daß das Protoplasma in seinem primitiven Zustande eine Emulsion von zwei miteinander nicht mischbaren Flüssigkeiten darstellt, wie es von Bütschli an vielen Objekten gezeigt wurde. Infolge einer Anpassung der Zelle, bzw. ihres Protoplasmas, an kompliziertere oder spezifische Funktionen modifiziert sich die Protoplasmastruktur, indem zuerst die Alveolen eine bestimmte, am häufigsten reihenweise Anordnung erfahren, wodurch die sogenannte gestreift-wabige Struktur entsteht, in welcher später zwischen den Wänden der Wabenreihen feste Fibrillen ausgeprägt werden können. In einigen hochdifferenzierten Objekten entwickeln sich die Fibrillen in einer so bedeutenden Menge, daß sie die primitive Wabenstruktur entweder maskieren oder total ersetzen.

Moskau, im Februar 1912.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1898. A. Amaudrut, La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Annales d. sc. natur. Zoologie. Série 8. T. VII.

1869. Fr. Boll, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. Supplem.

1862. H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. III.

1898. O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.

1910. — Vorlesungen über vergleichende Anatomie. I. Lieferung. Leipzig.

1857. Ed. Claparède, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Arch. f. Anat. u. Physiol.

1806. G. Cuvier, Mémoire sur la Limace (limax, L.) et la Colimaçon (helix, L.). Annales du Muséum d'Hist. natur., Paris. T. VII.

1877. M. Fürbringer, Über das Gewebe des Kopfknorpels der Cephalopoden. Morphol. Jahrbuch. Bd. III.

1908. W. H. Gaskell, The Origin of Vertebrates. London.

1858. C. Gegenbaur, Anatomische Untersuchung eines Limulus. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. Halle. Bd. IV.

1911. K. Grobben, Die Bindesubstanzen von Argulus. Arbeit. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. XIX.

1838. A. E. Grube, Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg.

1881. E. Haeckel, Monographie der Medusen. II. T. Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise und der Organismus der Medusen.

1905. F. C. C. Hansen, Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte. Bd. XXVII.

1865. V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.

1844. A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.

1858. — Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza. Würzburg. Verhandl. Bd. VIII.

1889. — Handbuch der Gewebelehre. Leipzig. Bd. I. 6. Aufl.

1900. A. Lang und K. Hescheler, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Mollusca. Jena.

1846. H. Lebert, Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. Arch. f. Anat. u. Physiol.

1851. F. Leydig, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III.

1854. — Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre. Arch. f. Anat. u. Physiol.

1857. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M.

1893. G. Loisel, Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. anat. et physiol. Année 29.

1888. C. Th. Mörner, Histochemische Beobachtungen über die hyaline Grundsubstanz des Trachealknorpels. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XII.

1905. M. Nowikoff, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX.

1908. — Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der »hyalinen« Knorpelgrundsubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XC.

1908b. — Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI.

1909. — Untersuchungen über die Struktur des Knochens. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

1909b. — Über den Chromidialapparat in den Zellen des Subradularknorpels von Haliotis tuberculata. Anat. Anz. Bd. XXXIV.

1850. M. A. Quatrefages, Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Annales d. sc. natur. Zoologie. T. XIV.

1884. E. Ray Lankester, On the Skeleto-trophic Tissues and Coxal Glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. of mikrosc. Science. Vol. XXIV.

1901. J. Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXX.

1906. — Dasselbe. II. Teil. Ebenda. Bd. LXXX.

1911. — Dasselbe. III. Teil. Ebenda. Bd. XCVII.

1893. W. Schimkewitsch, Sur la structure et sur la Signification de l'Endosternite des Arachnides. Zool. Anz. Jahrg. 16.

1891. O. Schmiedeberg, Über die chemische Zusammensetzung des Knorpels. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. XXVIII.

1902. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1896—1907. H. Simroth, Mollusca. II. Abt. Gastropoda prosobranchia. Bronns Klassen und Ordnungen. 2. Aufl. Bd. III.

1911. — Mollusca. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. III. Liefer. 113 bis 115.

1897. F. K. Studnička, Über die Histologie und die Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.

1898. — Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI.

1898. F. K. Studnička, Die Knorpelkapseln in den Knorpeln von Petromyzon. Anat. Anz. Bd. XIV.

1903. — Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte. Bd. XXI.

1905. — Über einige Pseudostrukturen der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVI.

1851. M. A. Valenciennes, Recherches sur la structure du tissu élémentaire des cartilages des poissons et des mollusques. Archives d. Muséum d'Hist. natur. Paris. T. V.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen.

alv, Alveolarsaum;
b, im Protoplasma der Knorpelzellen eingeschlossene Kügelchen;
Bg, Bindegewebe;
BP, Basalplatte;
Bz, Basalzelle;
C, Cuticula;
Chr, Chromidialmasse;
D, Darmwand;
Drz, Drüsenzelle;
End, Endosternit;
Ep, Epithel;
Epz, Epz_1, Epithelzelle;
f, Fibrillen;
Gf, Blutgefäß;
Grs, Grs_1, Grundsubstanz;
Grsf, $Grsf_1$, fibrilläre Grundsubstanz;
Grsw, wabige Grundsubstanz;
HK, Hinterknorpel;
Hs, Hauptstrahl;
k, im Protoplasma der Epithelzellen eingeschlossene Kügelchen;
Kk, Knorpelkapsel;
Knz, Knorpelzelle;
Knza, Knorpelzellenausläufer;
Kw, Flächenansicht der Knorpelscheidewand;
M, M_1, M_2, M_3, Muskel;
N, Zellkern;
Ne, Kern der Epithelzelle;
Nk, Kern der Knorpelzelle;
Ns, Nebenstrahl;
Nv, Nerv;
P, Protoplasma;
Prch, Perichondrium;
Schw, Knorpelscheidewand;
v, Flüssigkeitsvacuole;
VK, Vorderknorpel;
x, zwischen den Knorpelzellen eingeschlossene protoplasmatische Masse;
Za, Zellenausläufer;
Zk, Zellenkapsel.

Die Figuren sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates (Mikroskop von Zeiss) entworfen und in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Tafel XV.

Fig. 1. *Sepia officinalis* (junges Tier). Kopfknorpel. Schnitt durch die äußere Lage. 70° Alkohol, Mallory. Vergr. 500.

Fig. 2. *Eledone moschata* (junges Tier). Schnitt durch den Kopfknorpel. Sublimatessigsäure, Boraxcarmin, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 175.

Fig. 3. *Patella coerulea*. Querschnitt durch den Subradularknorpel. Sublimat, Boraxcarmin, Mallory. Vergr. 41.

Fig. 4. Dasselbe. Hinterknorpel. Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Boraxcarmin, Mallory. Vergr. 1000.

Fig. 5. Dasselbe. Vorderknorpel mit Knorpelhülle und Perichondrium. Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Boraxcarmin, Mallory. Vergr. 1000.

Fig. 6. *Fissurella graeca.* Querschnitt durch den Subradularknorpel (Vorderknorpel). Sublimat, Boraxcarmin, Bleu de Lyon, Bismarckbraun. Vergr. 500.

Fig. 7. Dasselbe. Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Boraxcarmin, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 1500.

Fig. 8. Dasselbe. Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Boraxcarmin, Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. 2250. Bildung der Knorpelscheidewand zwischen zwei Knorpelzellen.

Fig. 9. *Haliotis tuberculata.* Querschnitt durch den Subradularknorpel (Vorderknorpel). Sublimat, Boraxcarmin, Mallory. Vergr. 500.

Tafel XVI.

Fig. 10. *Branchiomma Köllikeri.* Längsschnitt durch die Kiemenhauptstrahlen. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 41.

Fig. 11. Dasselbe. Querschnitt durch einen Kiemenhauptstrahl. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 75.

Fig. 12. *Spirographis Spallanzani.* Schräger Querschnitt durch die basale Kiemenregion. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 41.

Fig. 13 u. 14. Aus demselben Schnitt. Vergr. 500.

Fig. 15. *Sabella reniformis.* Ein Teil des Querschnittes durch den Kiemenhauptstrahl. Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 500.

Fig. 16 u. 17. Dasselbe. Schnittdicke 3 μ. Sublimat, Mallory. Vergr. 1500.

Fig. 18. *Sabella infundibulum.* Querschnitt durch die basale Region der Kiemenhauptstrahlen. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 75.

Fig. 19. Dasselbe. Längsschnitt durch einen Hauptstrahl mit zwei Nebenstrahlen. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 75.

Tafel XVII.

Fig. 20. *Limulus polyphemus.* Querschnitt durch den Kiemenknorpel. Färbung nach Hansen. Vergr. 500.

Fig. 21. Dasselbe. Aus einem Längsschnitt durch den Kiemenknorpel. Schnittdicke 5 μ. Boraxcarmin, Mallory. Vergr. 1500.

Fig. 22. *Limulus polyphemus.* Ein Teil des Endosternites. Färbung nach Hansen. Vergr. 75.

Fig. 23. Aus demselben Schnitt. Vergr. 500.

Fig. 24. *Euscorpius europaeus.* (Junges Tier von 1,5 cm Länge.) Prosoma. Querschnitt durch den Endosternit. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 75.

Fig. 25. Aus demselben Schnitt. Ein Teil des Endosternites. Vergr. 500.

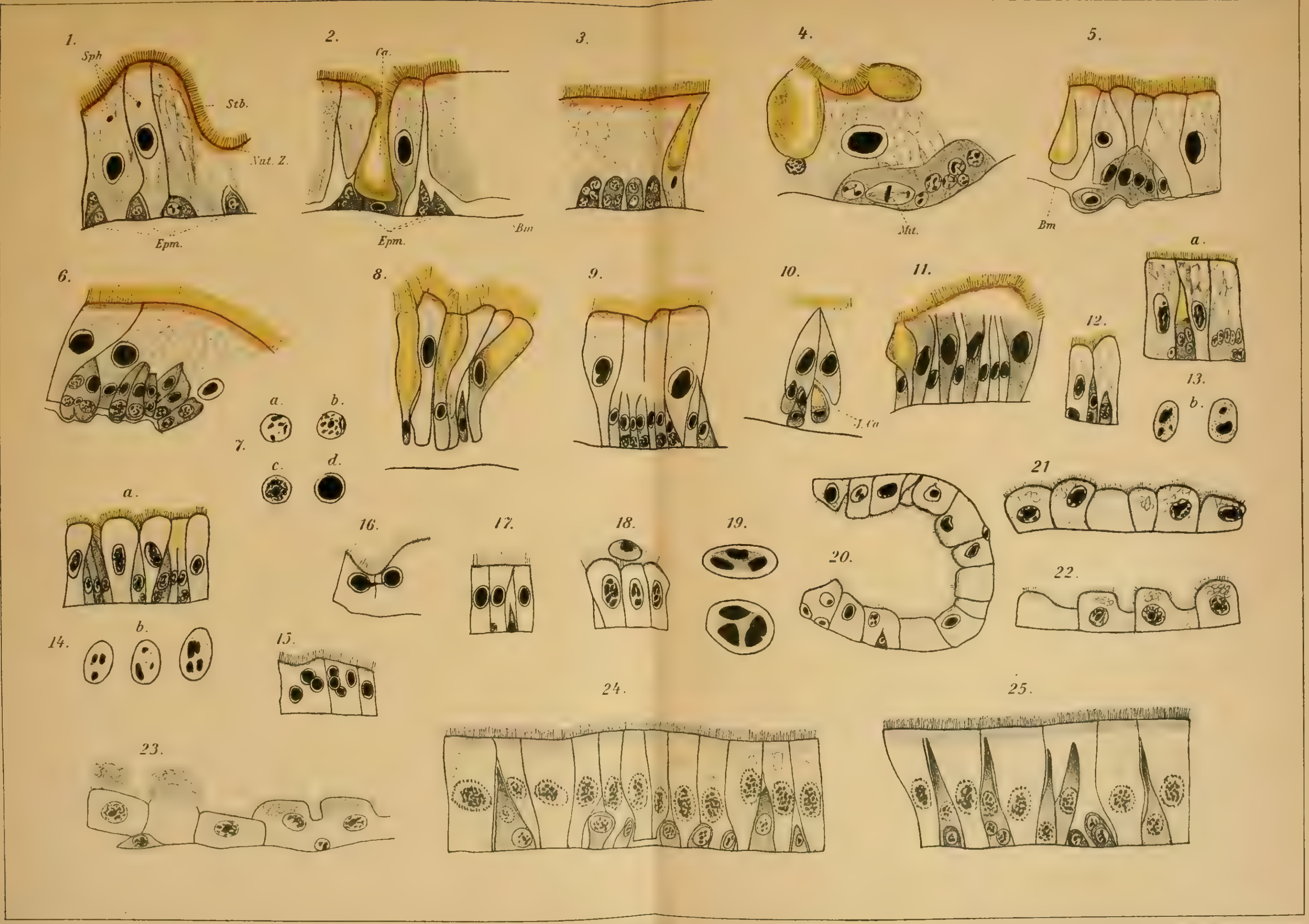
Fig. 26. *Cypris pubera.* Querschnitt durch das Endosternit. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 175.

Fig. 27. Dasselbe. Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Mallory. Vergr. 500.

Fig. 28. *Nebalia Geoffroyi.* Querschnitt durch das Endosternit. Sublimat, Färbung nach Hansen. Vergr. 175.

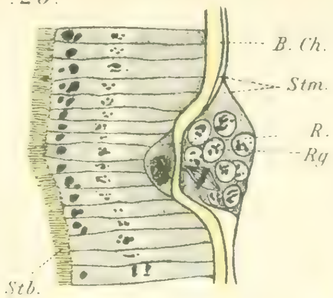
Fig. 29 u. 30. *Periphylla* sp. (junges Tier). Aus einem Horizontalschnitt. Bindegewebe des Medusenschirmes. Pikrinessigsäure, Färbung nach Hansen. Vergr. 175.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

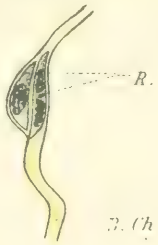

1.
Sph
Stb.
Nat. Z.
Epm.
2.
Ca.
Epm.
Bm
3.
4.
Mit.
5.
Bm
a.
6.
8.
9.
10.
J. Ca
11.
12.
13.
b.
7.
a.
b.
c.
d.
a.
14.
b.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21
22.
23.
24.
25.

M. Braun gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

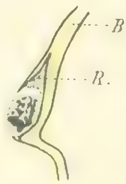
26.


B. Ch.
Stm.
R.
Rg
Stb.

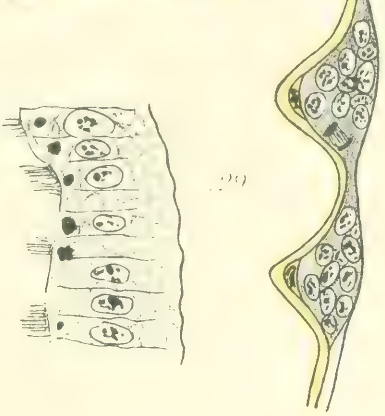
27.



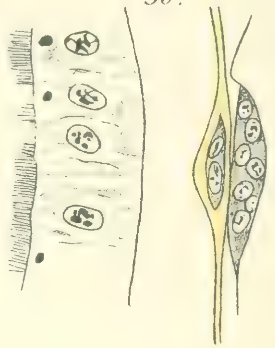
28.



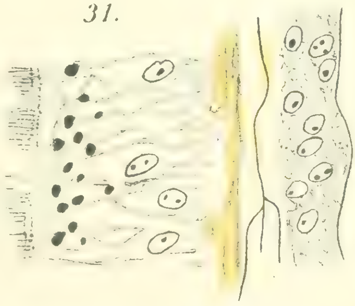
29.



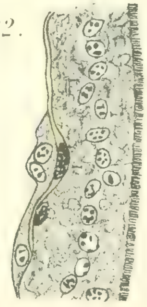
30.



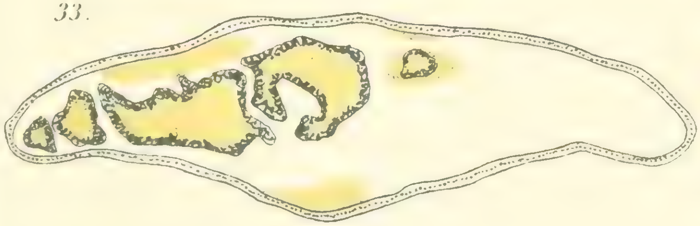
31.



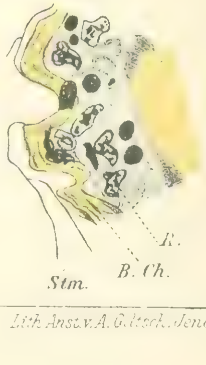
32.



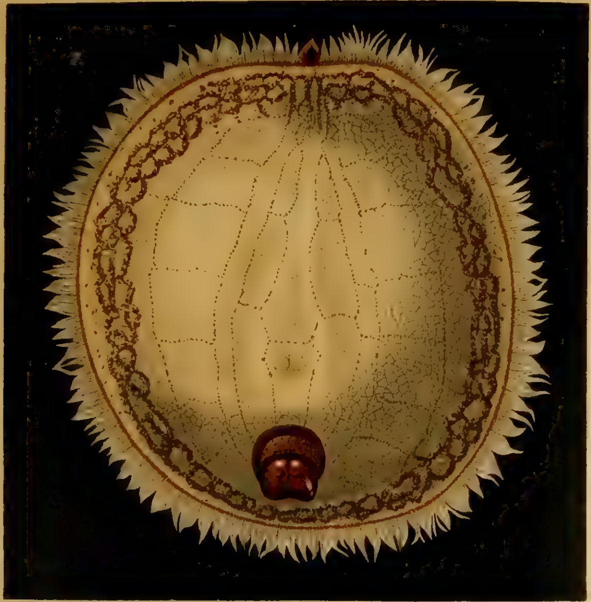
33.

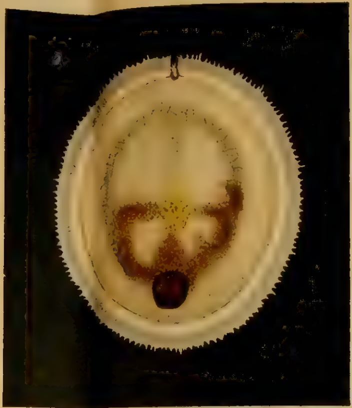


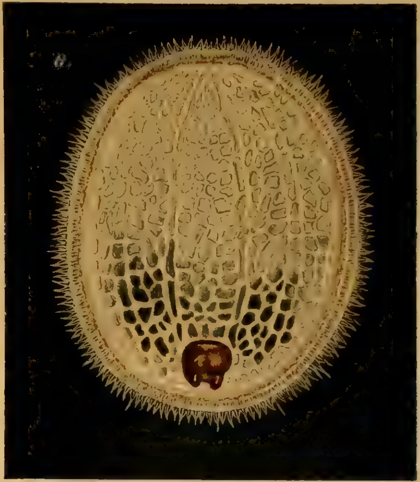
34.

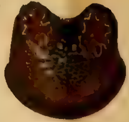


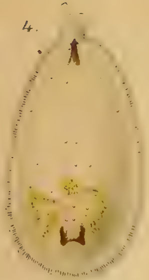
M. Braun gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.


7.


5.


6.


13


4.

8a

8b

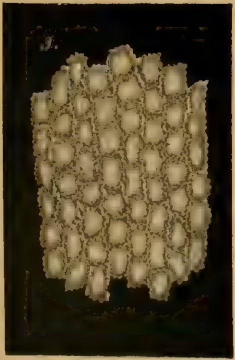
9a

9b

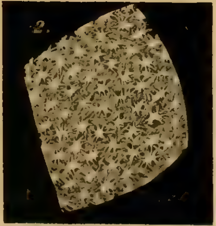
10a

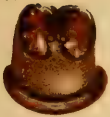
10b

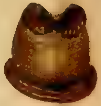
10c


3.

1.


2.

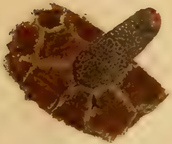

14.

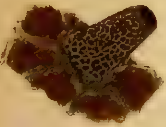

12

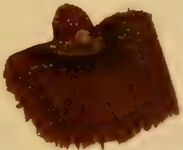
11a

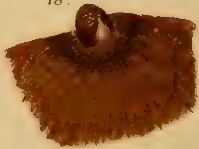
11b

11c


15

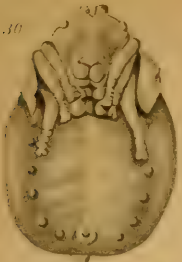

16


17

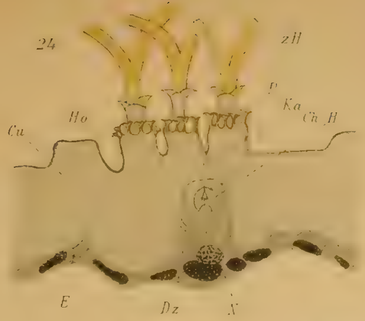

18.

Wilhelm Engelmann in Leipzig

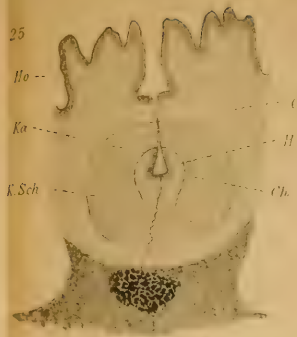
30



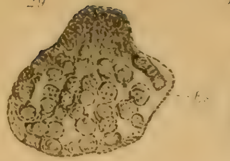
24


zH
p
Ka
Ho
Cu
Ch
H
E
Dz
N

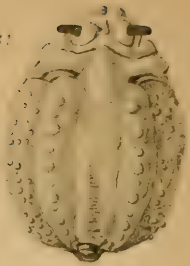
25


Ho
Cu
Ka
H
K.Sch
Ch
N
Dz

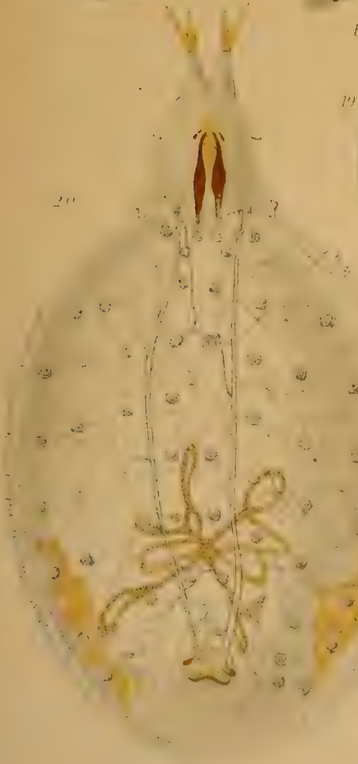
29



31

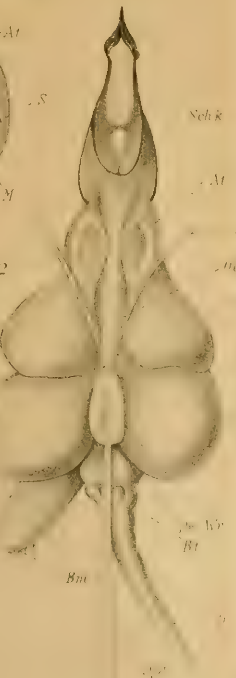


20

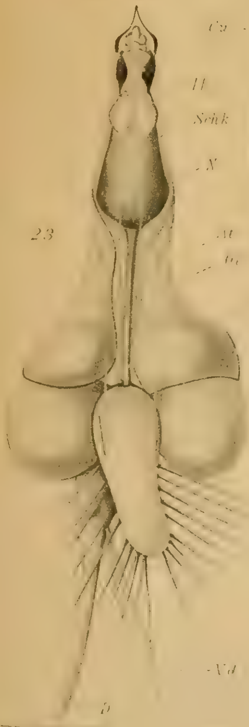


19

22

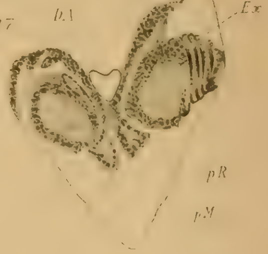

Schk
At
Oe
Oe
Bt
Bm

23

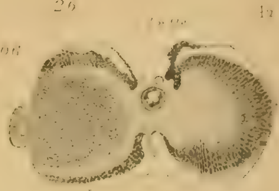

Cu
H
Schk
N
At
Oe
Au
Oe
Bu
Tr
V
Vd

28

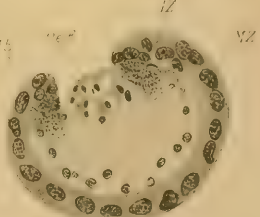
27

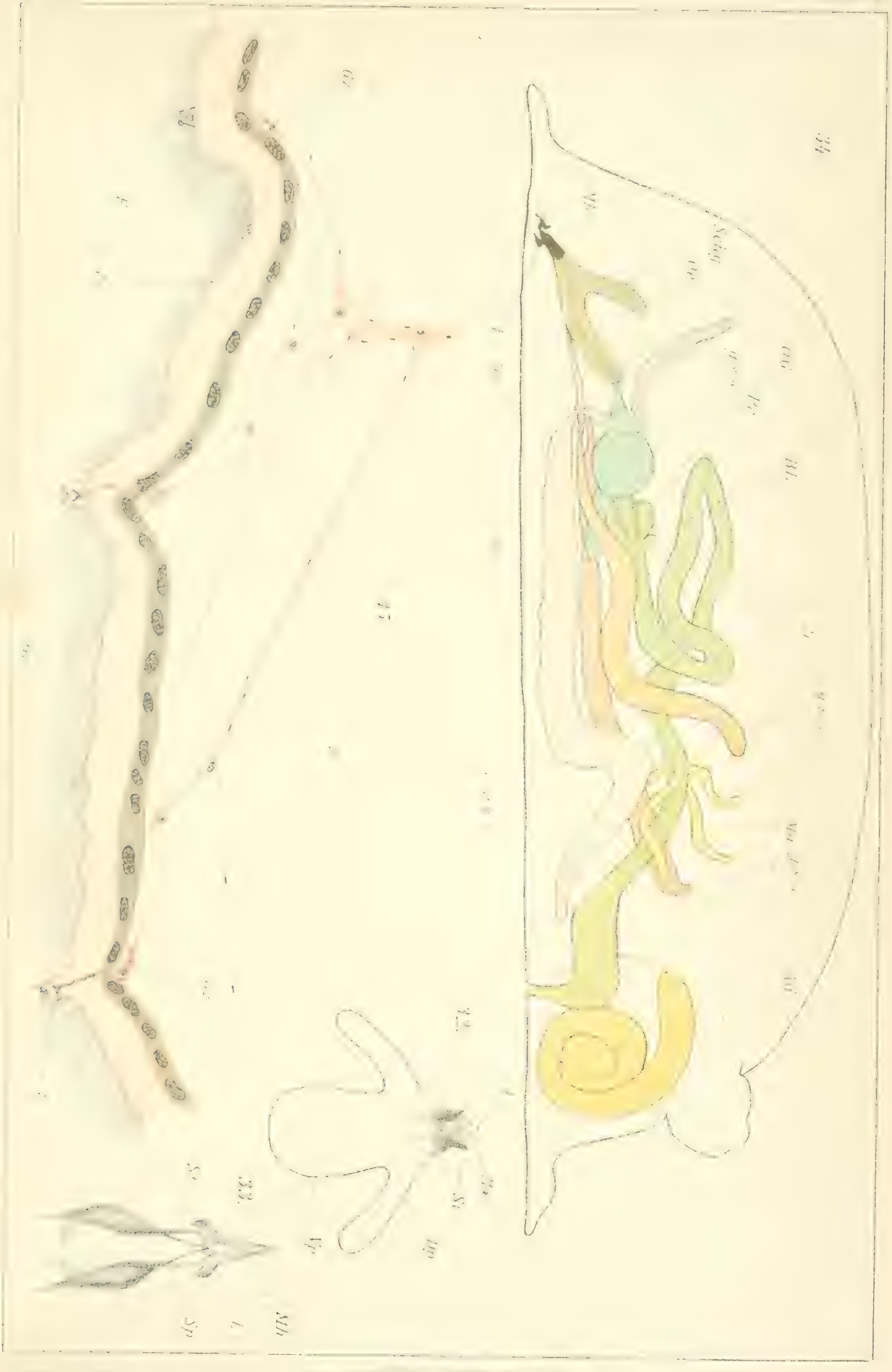


26

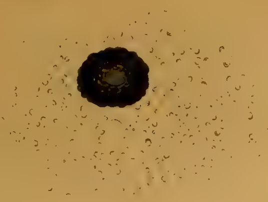


21

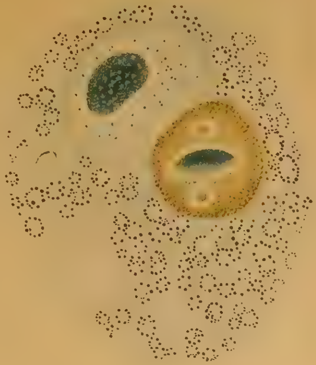



34
Schg
Ov
Pr
Bl
Vd
32
33
St
Vp
Pp
Sp
Mh

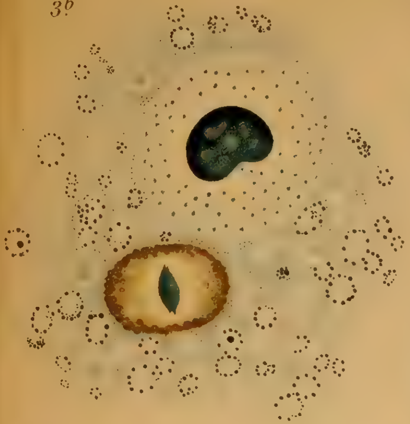
1a.



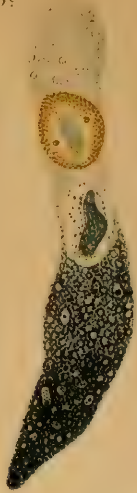
3a.



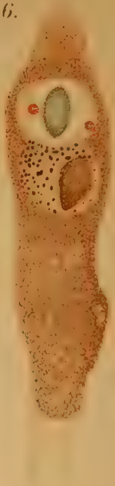
3b.



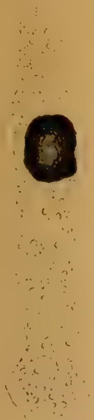
3c.



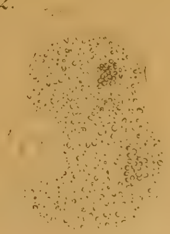
6.



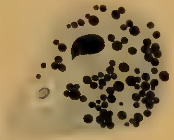
1b.



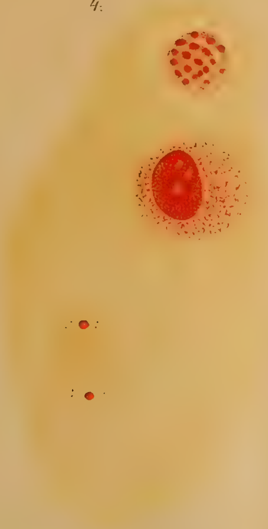
2.



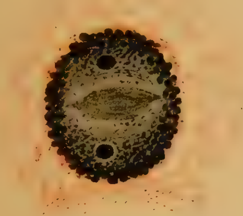
7.



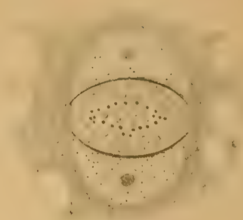
4.



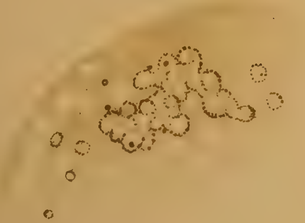
9.



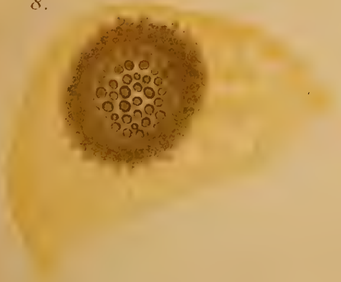
10a.



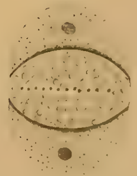
5.



8.



10b.

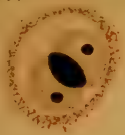


[illegible]

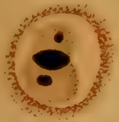
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

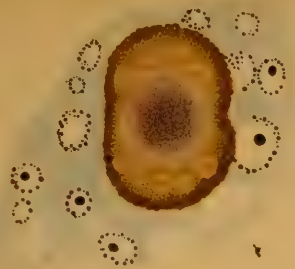
11a



11b

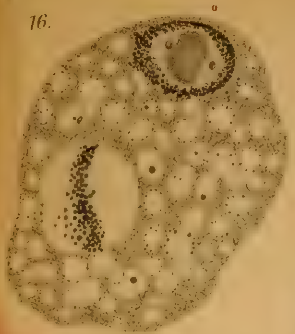


12.



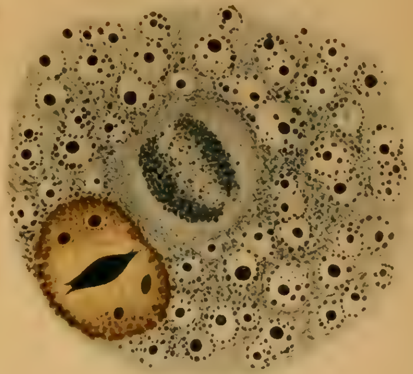
13.

16.

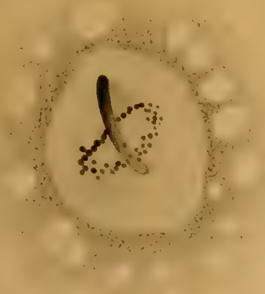


18b

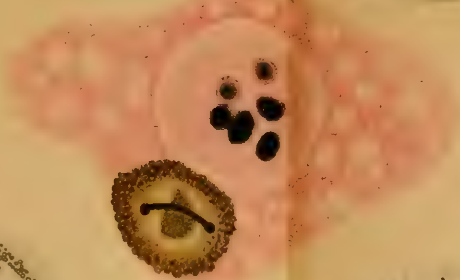
19.



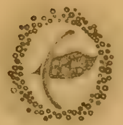
18c



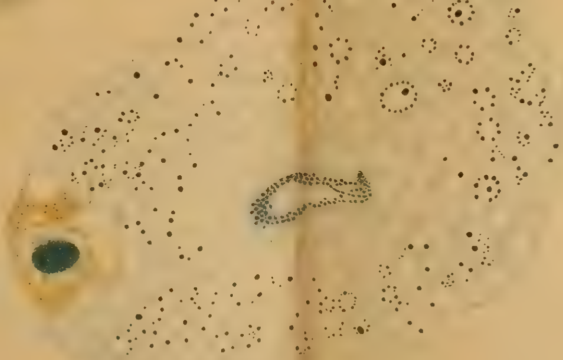
14b



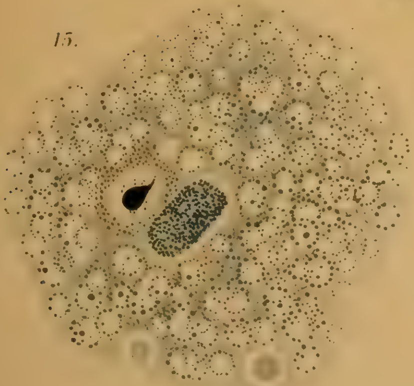
14a



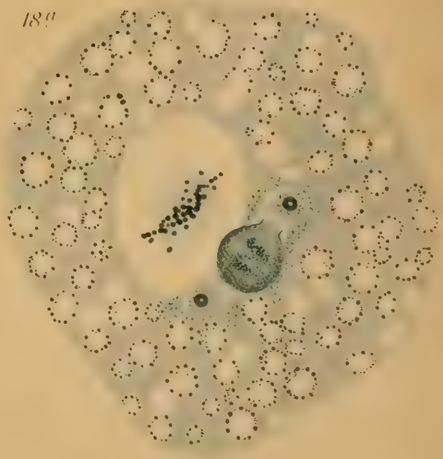
17.



15.

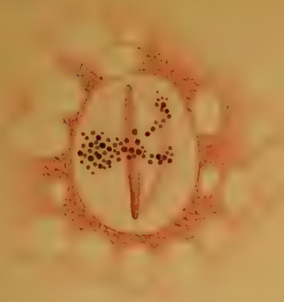


18a

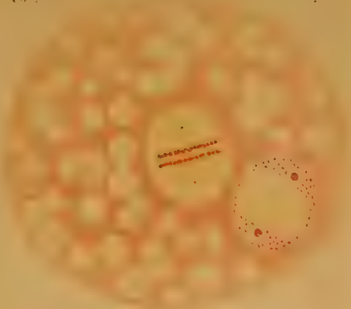


Wilhelm Engelmann

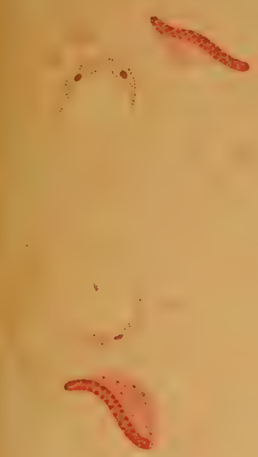
20a.



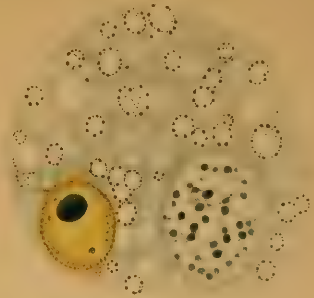
20b.



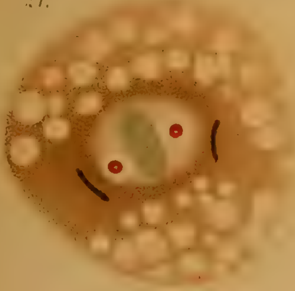
23.



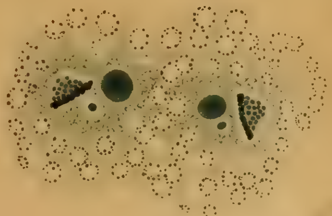
27.



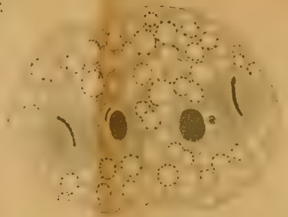
21.



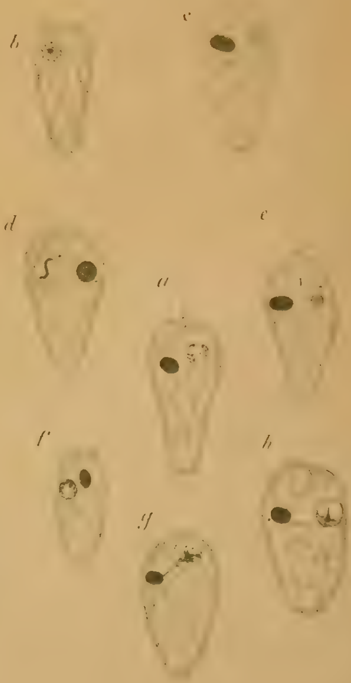
25.



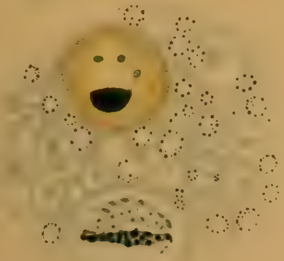
22.



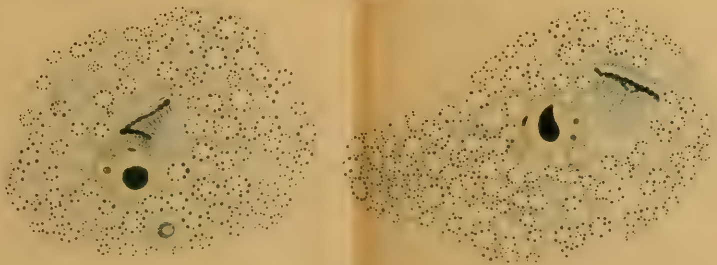
28.



26.

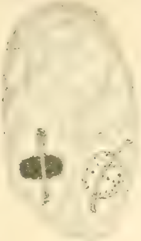


24.

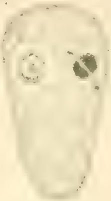


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

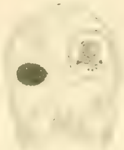
29^{a}



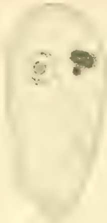
29^{b}



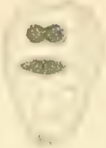
29^{c}



29^{d}

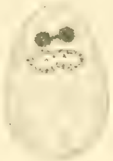


30^{a}

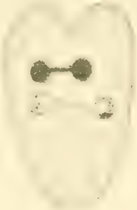


30^{b}

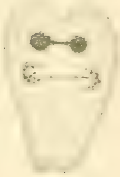
30^{c}



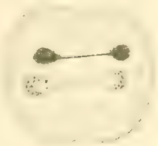
30^{d}



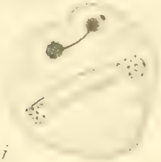
30^{e}



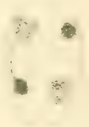
30^{f}



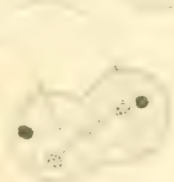
30^{g}



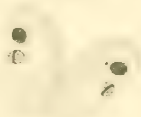
32



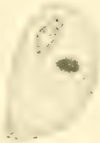
30^{h}



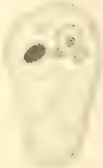
30^{i}



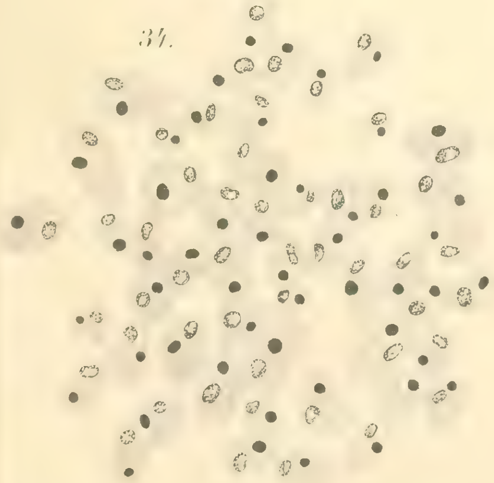
31^{a}



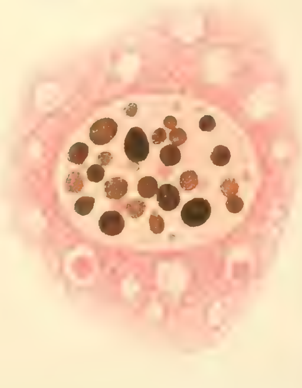
31^{b}.



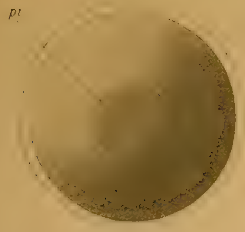
34.



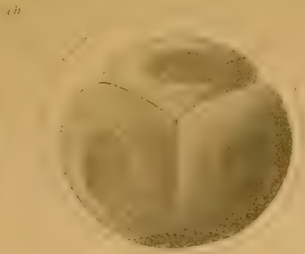
33.



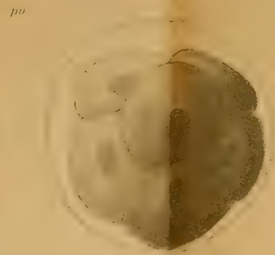
Wilhelm Engelmann



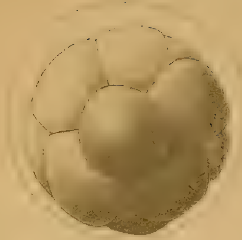
1.



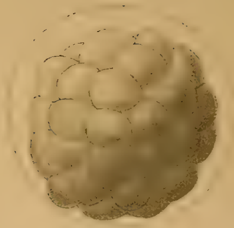
2



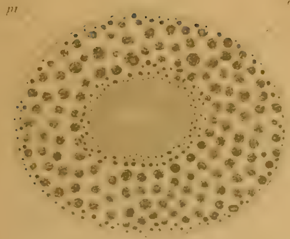
3.



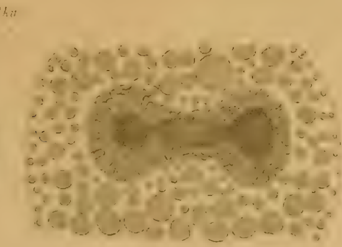
4



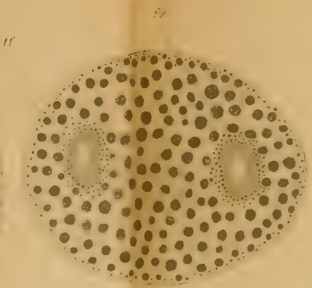
5



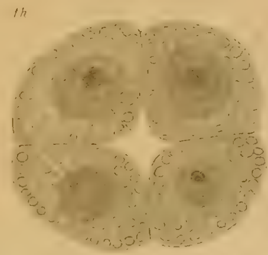
6



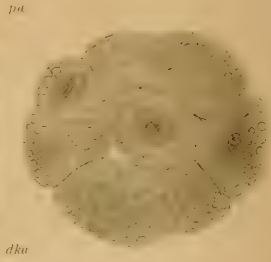
7



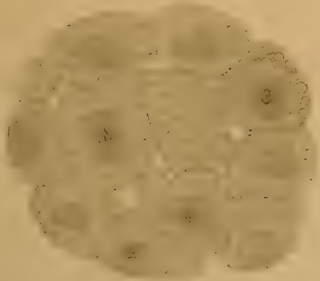
8



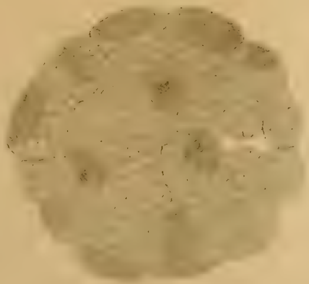
9



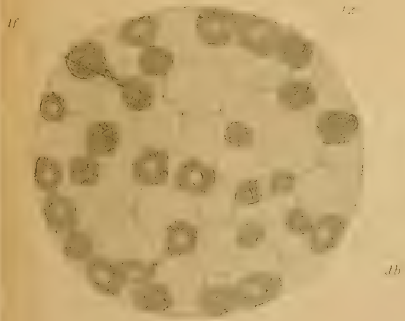
10



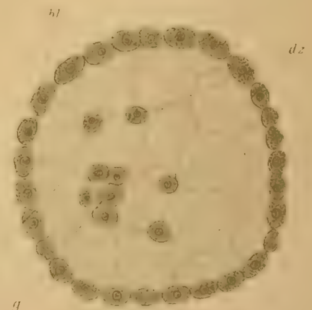
11



12



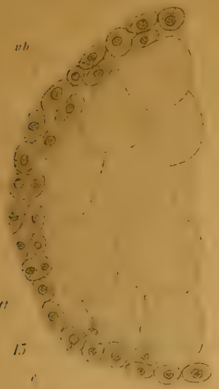
13



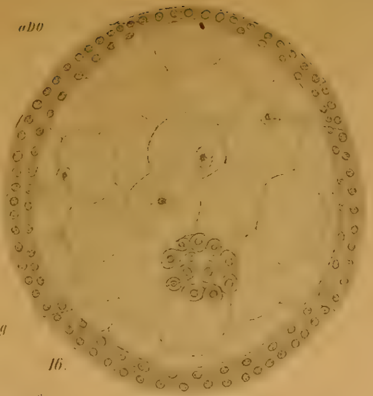
14

Wilhelm Engelmann

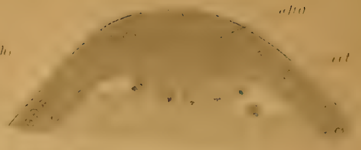
Lith. Anst. [illegible] Jena



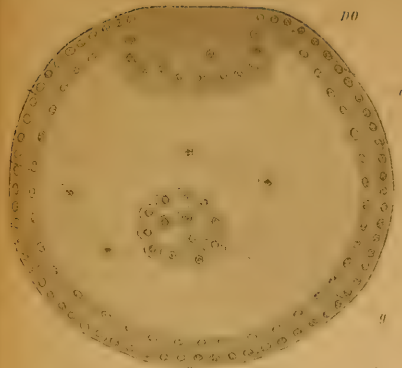
15



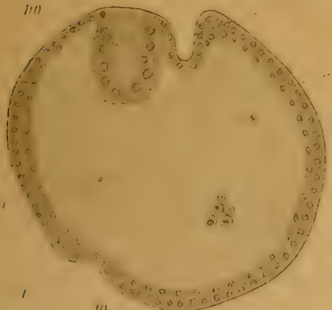
16.


aDO
ah
ect
pur

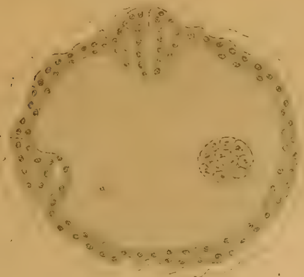
17


DO
ect
dz
ub
g

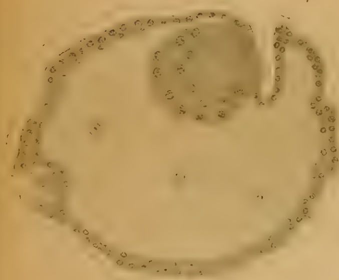
18


DO
ect
ub
ah₁
g
t
f

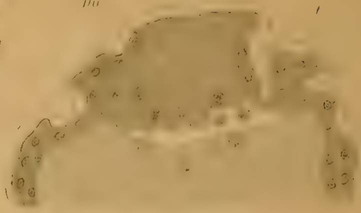
19



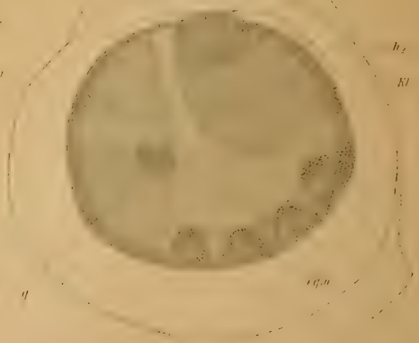
20.



21.



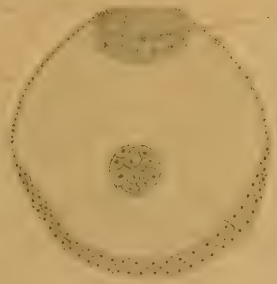
22



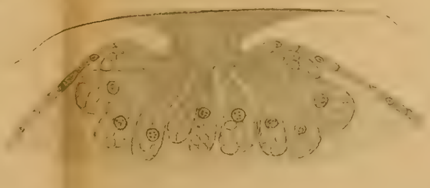
23

Kl
h₁
h₂
ub
ect
segm

24.

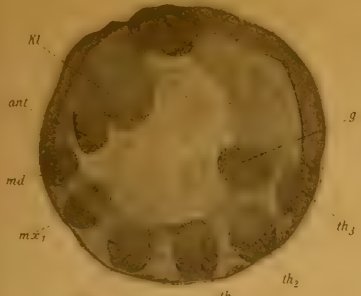


25

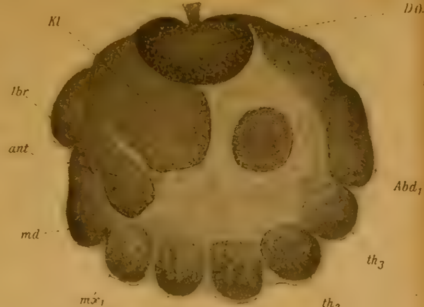


26

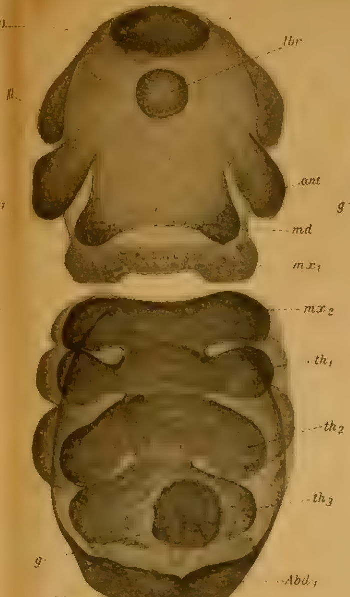
Wilhelm Engelmann


Kl
ant
md
mx1
mx2
g
th3
th2
th1

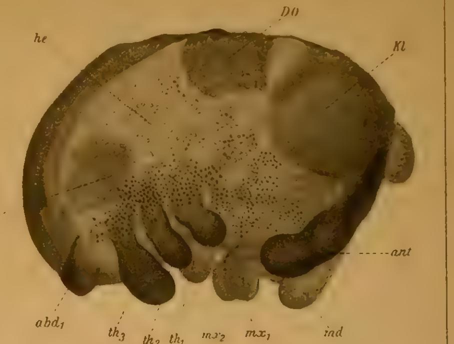
27.


Kl
DO
lbr
ant
md
mx1'
mx2
th1
th2
th3
Abd1

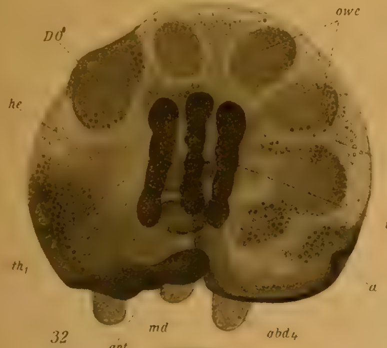
28.


Kl
lbr
ant
md
mx1
mx2
th1
th2
th3
g
Abd1

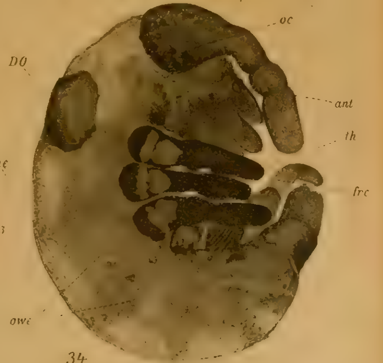
29.


he
DO
Kl
g
ant
abd1
th3
th2
th1
mx2
mx1
md

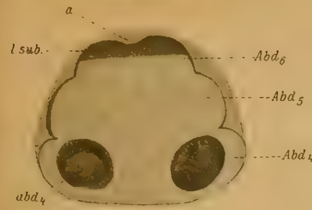
30.


owc
DO
he
he
th3
th1
a
md
ant
abd4

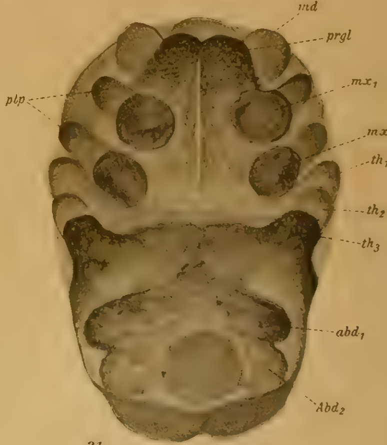
32


oc
DO
ant
th
frc
owc

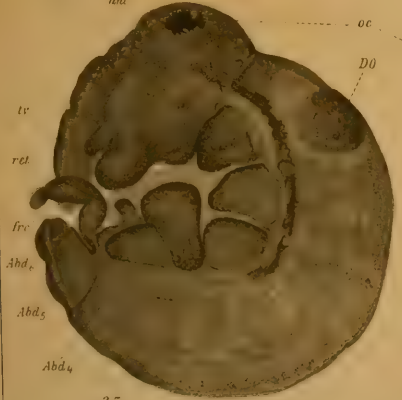
34.


a
l sub.
Abd6
Abd5
Abd4
abd4

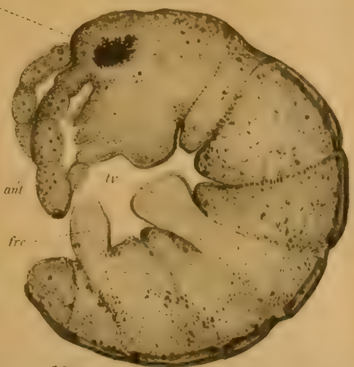
33.


md
prgl
plp
mx1
mx2
th1
th2
th3
abd1
Abd2

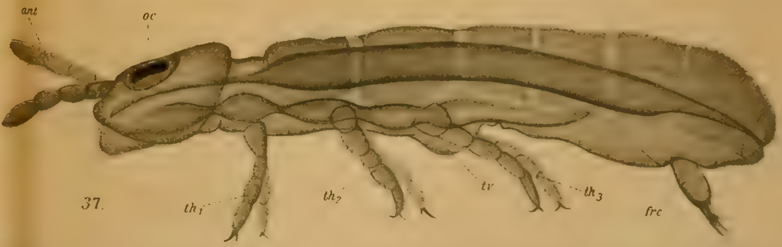
31.


oc
DO
tv
ret
frc
Abd6
Abd5
Abd4

35.



36.

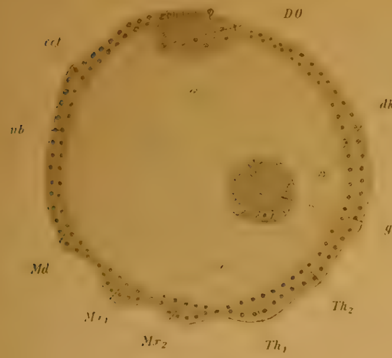

ant
oc
th1
th2
tv
th3
frc

37.

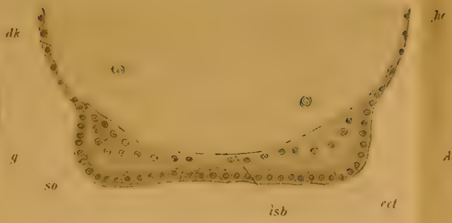
Philiptschenko gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

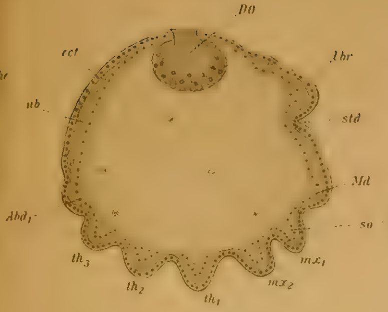
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


DO
ect
nb
g
Md
Mx1
Mx2
Th2
Th1

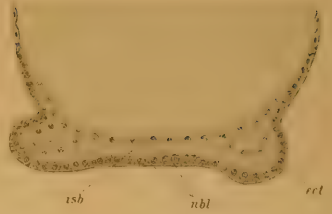
38.


dk
he
so
isb
ect

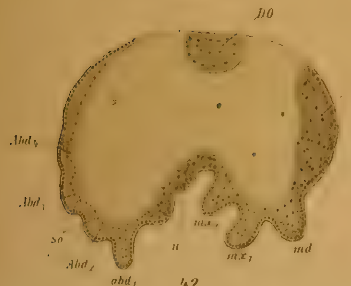
39.


DO
ect
lbr
ub
std
Md
Abd1
so
th3
mx1
th2
th1
mx2

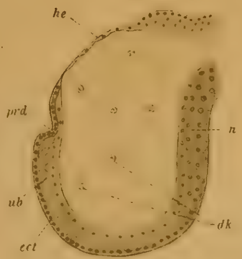
40



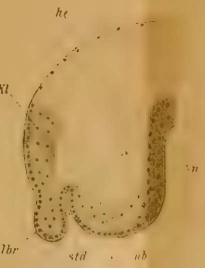
41.


DO
Kl
Abd4
Abd1
so
mx2
Abd2
n
mx1
md
abd1

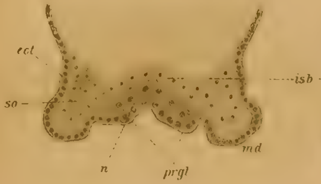
42.


he
prd
n
ub
dk
ect

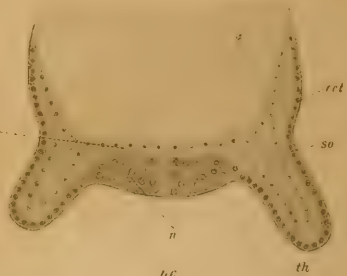
43.


he
Kl
n
lbr
std
ub

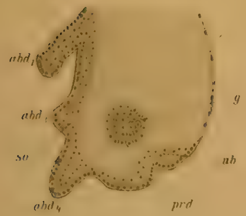
44


ect
isb
so
n
prgl
md

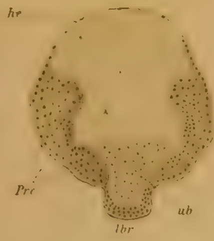
45



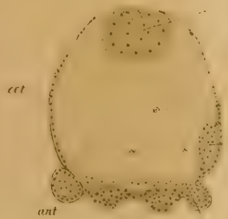
46.


abd1
g
abd2
so
nb
abd4
prd

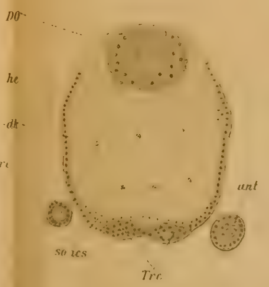
47.


he
Prc
ub
lbr

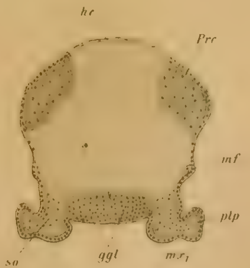
48.


ect
Prc
ant
Dc
so

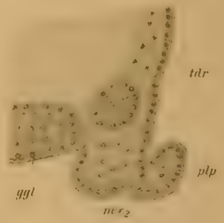
49.


DO
he
dk
ant
so ves
Trc

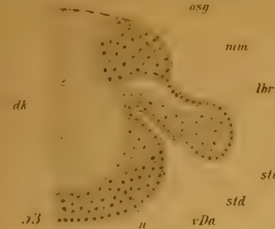
50.


he
Prc
mf
plp
so
ggl
mx1

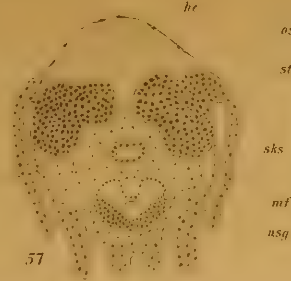
51.


tdr
plp
ggl
mx2

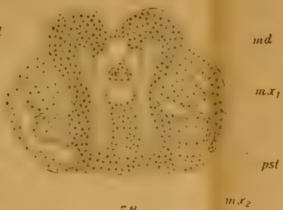
52


osg
mm
dk
lbr
std
std
n
vDa

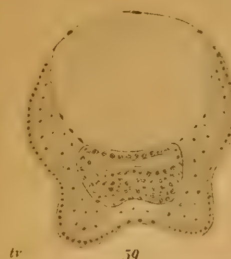
53


hc
osg
std
sks
mf
usg

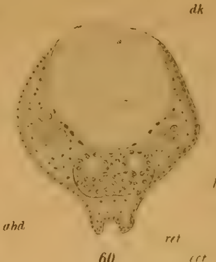
57


md
mx1
pst
mx2

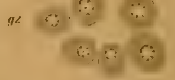
58.


hc
so
dDa
tr
ggl. abd

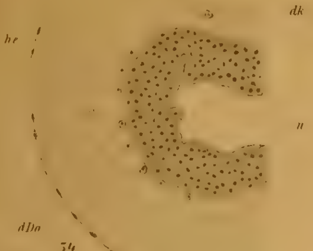
59


dk
hDa
rct
ect

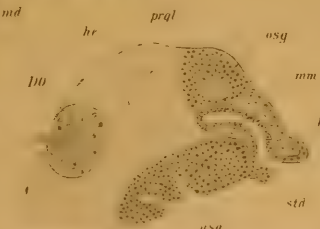
60.



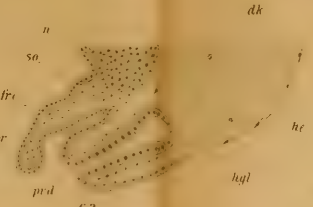
61



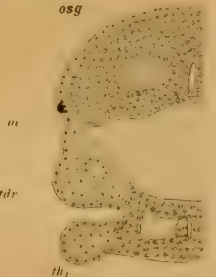
54


md
hc
prgl
osg
DO
mm
lbr
std
usg

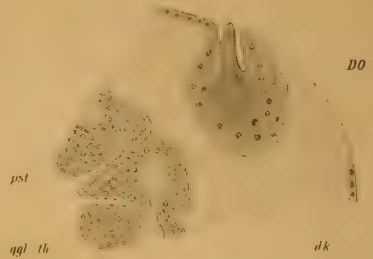
62


dk
n
so
fre
prd
hc
hgl

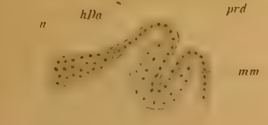
63.


osg
oc
tdr
th1

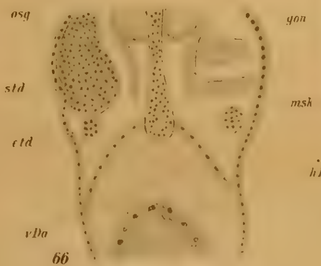
64


DO
pst
ggl th
dk

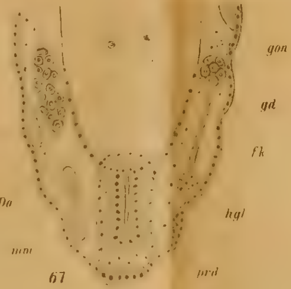
65


n
hDa
prd
mm
hc
dk

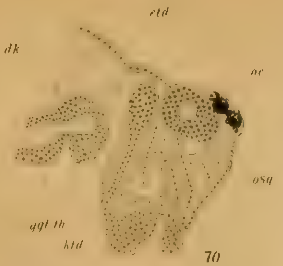
55.


osg
std
ctd
vDa
gon
msk

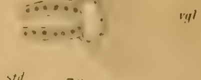
66


gon
gd
fk
hgl
hDa
mm
prd

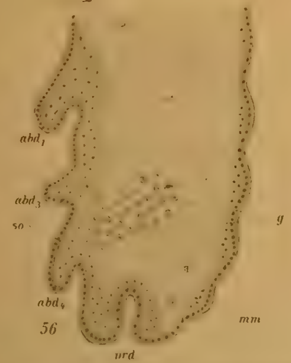
67


ctd
dk
oc
osg
ggl th
ktd

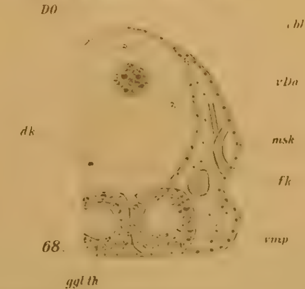
70



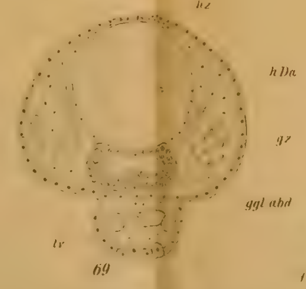
72


abd1
abd3
so
g
abd4
mm
prd

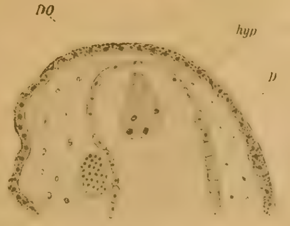
56


DO
bl
vDa
dk
msk
fk
vmp
ggl th

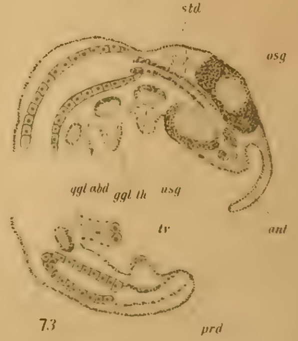
68.


hz
hDa
gz
ggl abd
tr
fk

69



71


std
osg
ggl abd
ggl th
usg
tr
ant
prd

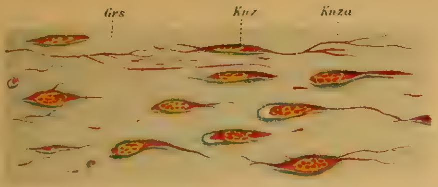
73

Philiptschenko gez.

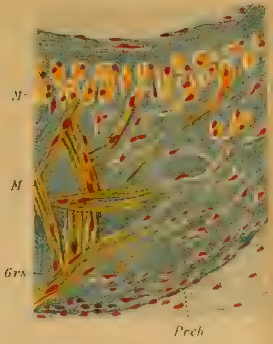
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

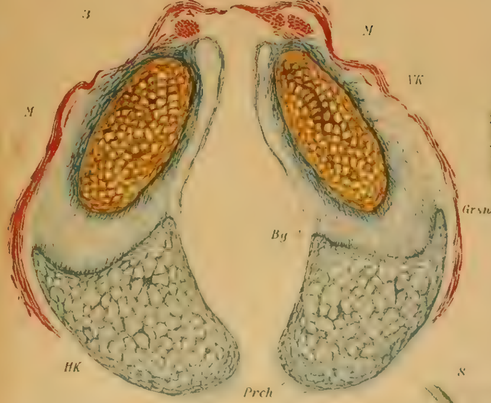
1


Grs
Knz
Knza

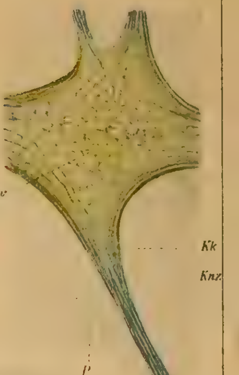
2



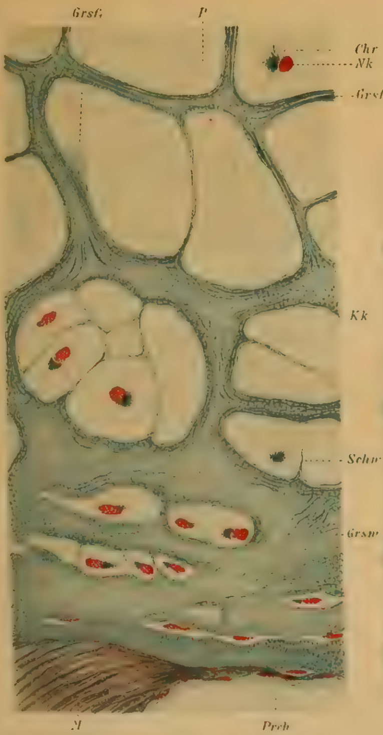
3


M
M
VK
Grsw
Bg
HK
Prch

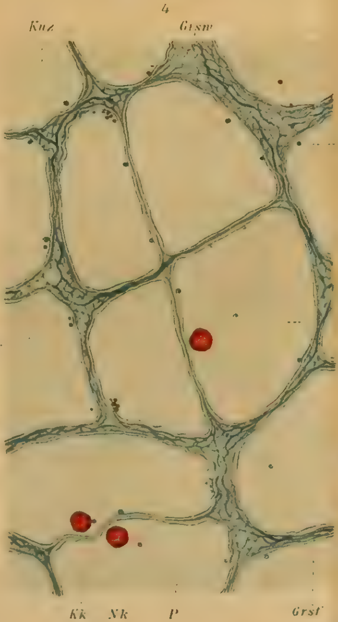
7


Kk
Knz
P
Grst

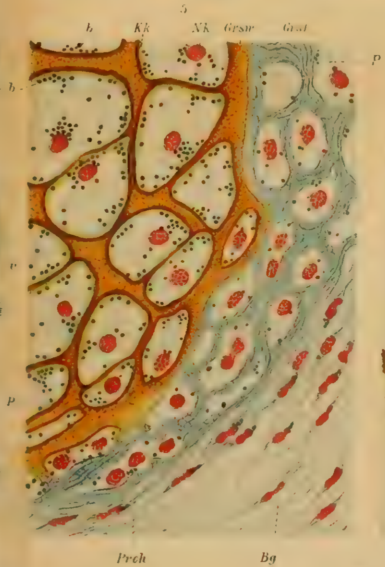
9


Grsf
P
Chr
Nk
Grsf
Kk
Schw
Grsw
M
Prch

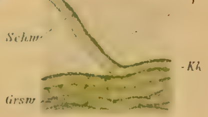
4


Knz
Grsw
Kk
Nk
P
Grst

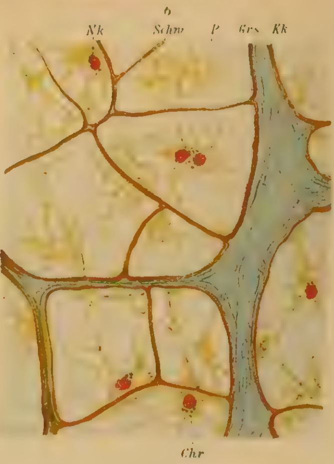
5


b
Kk
Nk
Grsw
Grst
P
b
c
P
Prch
Bg

8


Schw
Kk
Grsw

6

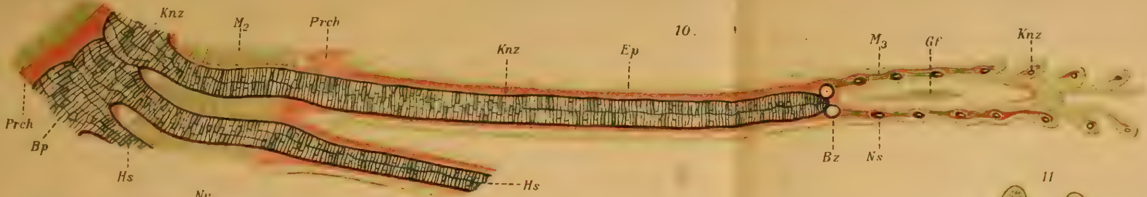

Nk
Schw
P
Grs
Kk
Chr

Nowikoff

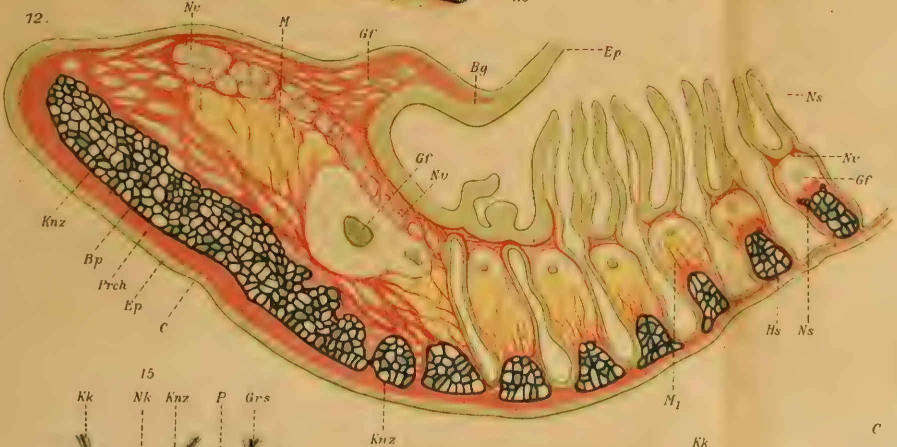
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena

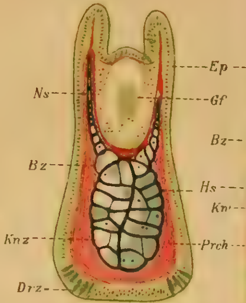
10.


Knz
M2
Prch
Knz
Ep
M3
Gf
Knz
Prch
Bp
Hs
Hs
Bz
Ns

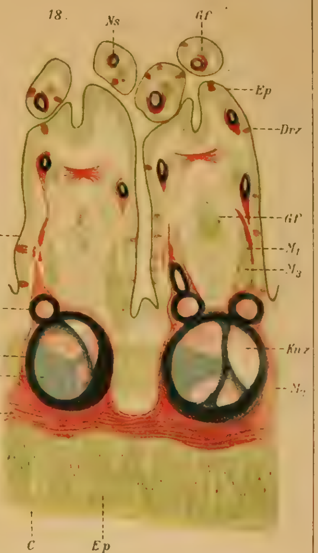
12.


Nv
M
Gf
Ep
Bg
Ns
Gf
Nv
Nv
Gf
Knz
Bp
Prch
Ep
C
Hs
Ns
M1
Knz

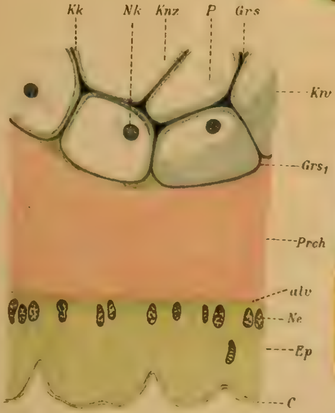
11.


Ep
Ns
Gf
Bz
Hs
Knz
Prch
Drz

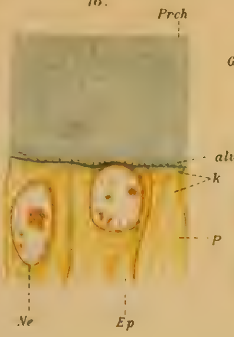
18.


Ns
Gf
Ep
Drz
Gf
M1
M3
Bz
Knz
Hs
Kw
M2
Prch
C
Ep

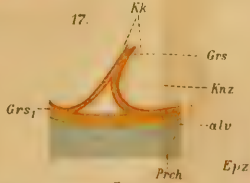
15


Kk
Nk
Knz
P
Grs
Kw
Grs1
Prch
alv
Ne
Ep
C

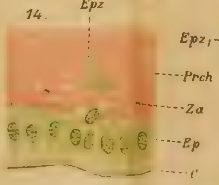
16.


Prch
alv
k
P
Ne
Ep

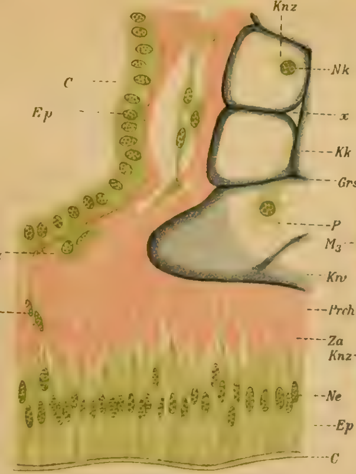
17.


Kk
Grs
Knz
Grs1
alv
Prch

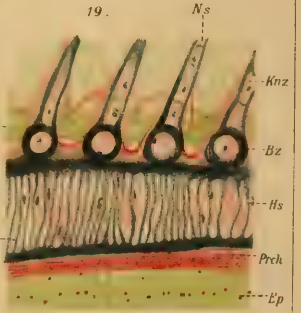
14.


Epz
Prch
Za
Ep
C

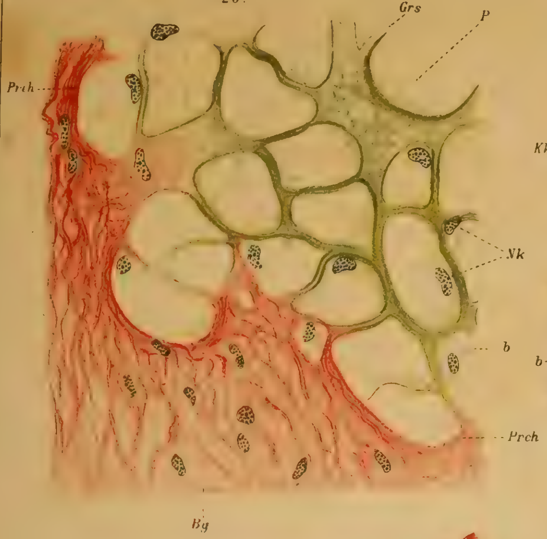
13.


Knz
Nk
C
Ep
x
Kk
Grs
Epz
P
M3
Kw
Epz1
Prch
Za
Knz
Ne
Ep
C

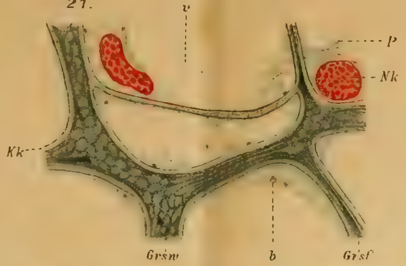
19.


Ns
Knz
Bz
Hs
Prch
Ep

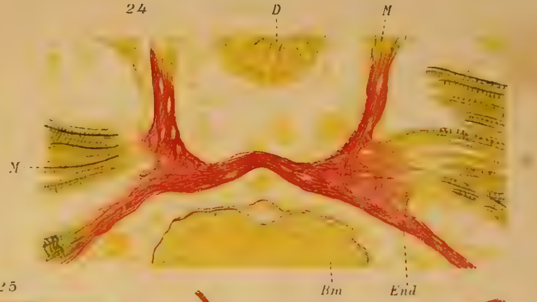
20.


Grs
P
Prch
Nk
b
Prch
Bg

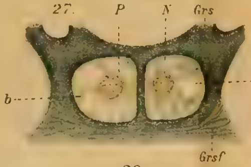
21.


v
P
Nk
Kk
Grsw
b
Grsf

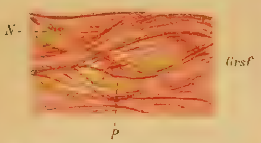
24.



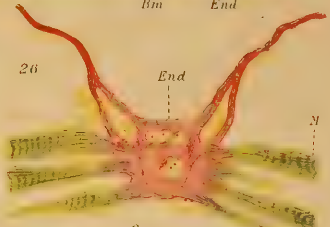
27.


P
N
Grs
b
v
Grsf

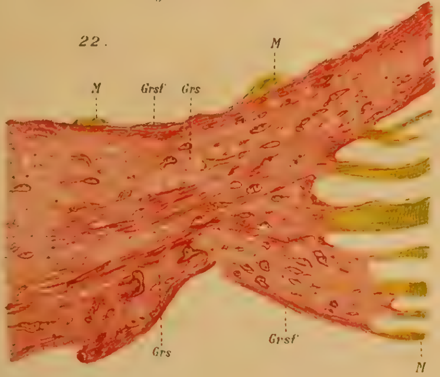
25.



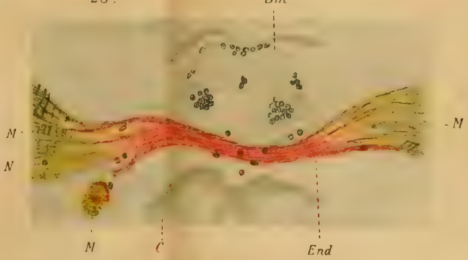
26.



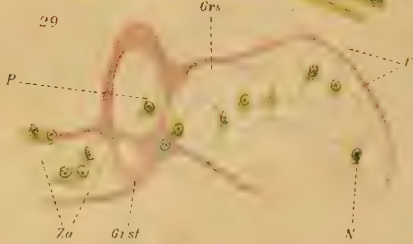
22.


M
M
Grsf
Grs
Grs
Grsf
M

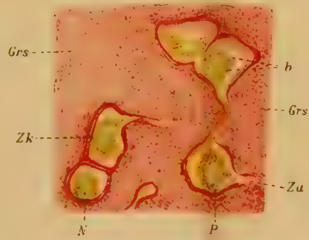
28.


Bm
M
N
M
M
C
End

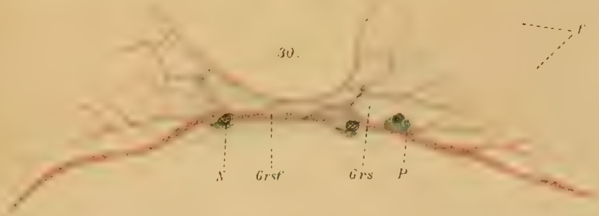
29.


Grs
f
P
Za
Grsf
N

23.


Grs
b
Grsw
Zk
Za
N
P

30.


f
N
Grsf
Grs
P

Nowak ft.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena

5 WHSE 01452

1808